Die Leuchtorgane von Anomalops katoptron und Photoblepharon palpebratus

zwei Oberflächenfischen aus dem malayischen Archipel.

Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane der Fische.

Habilitationsschrift

durch welche mit Zustimmung einer hohen philosophischen Fakultät der Universität Leipzig zu seiner am Sonnabend, den 6. Februar d. J. 12 h. a. m., im großen Hörsaale des Zoologischen Instituts stattfindenden Probevorlesung über:

Die Lehre von der Kernplasmarelation und ihre Konsequenzen

einladet

Dr. Otto Steche
Assistent am Zoologischen Institut

Leipzig
Druck von Breitkopf & Härtel
1909

Die Leuchtorgane von Anomalops katoptron und Photoblepharon palpebratus

zwei Oberflächenfischen aus dem malayischen Archipel.

Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane der Fische.

Habilitationsschrift

durch welche mit Zustimmung einer hohen philosophischen Fakultät der Universität Leipzig zu seiner am Sonnabend, den 6. Februar d. J. 12 h. a. m., im großen Hörsaale des Zoologischen Instituts stattfindenden Probevorlesung über:

Die Lehre von der Kernplasmarelation und ihre Konsequenzen

einladet

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Dr. Otto Steche
Assistent am Zoologischen Institut

Leipzig
Druck von Breitkopf & Härtel
1909

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546827_0097

Die Leuchtorgane der Fische sind in den letzten Jahrzehnten Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen, seit die verschiedenen Tiefsee-Expeditionen kennen gelehrt hatten, wie weit verbreitet sie unter den tiefere Wasserschichten bewohnenden Formen sind. Diese Arbeiten (es sind hier vor allem die älteren Untersuchungen von Leydig, Ussow, Emery und von Lendenfeld zu nennen, aus neuester Zeit Brauer, Chiarini, Gatti, Johann und Greene) haben uns jetzt über die Morphologie der Organe eine ziemlich genaue Kenntnis verschafft; sehr unvollkommen dagegen sind noch unsere Vorstellungen von ihrer Funktion, da sich zur Beobachtung lebender Tiere nur sehr selten Gelegenheit bot und auch diese Exemplare sich meist in abnormen Verhältnissen befanden. Bei einem Besuche im Malayischen Archipel während des Winters 1906/07 hatte ich Gelegenheit, zwei Fische kennen zu lernen und ziemlich eingehend zu beobachten, die mit sehr starken Leuchtorganen ausgestattet sind. Diese von mir untersuchten Tiere sind Bewohner der oberen Wasserschichten; ich konnte sie frei in ihrem Element beobachten und längere Zeit in Gefangenschaft am Leben halten. Die so gewonnenen Resultate geben also Aufschluß über die Funktion der Leuchtorgane unter normalen Lebensbedingungen; von hier aus lassen sich dann unter Ausnutzung der anatomischen Vergleichung auch Schlüsse über die Verwendung der entsprechenden Organe bei Tiefseefischen ziehen. In dieser Kombination physiologischer Beobachtungen mit morphologischen Untersuchungen an gut konservierten Präparaten erblicke ich den Hauptwert der vorliegenden Arbeit, umsomehr, da, wie wir sehen werden, die Organe morphologisch einen interessanten Übergangstypus darstellen.

Der Fundort der von mir beobachteten Tiere ist die Inselgruppe von Banda. Sie liegt fast im Zentrum des Malayischen Archipels, südlich von der bekannten Insel Amboina. Ozeanographisch ist sie interessant durch ihre isolierte Lage in einem sehr tiefen Meeresbecken. Sie stellt offenbar den Rest eines großen untergesunkenen Vulkankegels vor. Der Krater wird jetzt vom Meere ausgefüllt, um ihn ragen als Reste der alten Umwallung mehrere kleine Inseln über den Wasserspiegel empor, meist nur wenige Meter, bis auf einen etwa 600 m hohen, jetzt noch tätigen Vulkan. Das ehemalige Kraterbecken ist im allgemeinen sehr flach, nur wenige Meter tief. Nur eine Rinne tieferen Wassers zieht sich hindurch, die Insel umgreifend, die den jetzt noch tätigen »Gunong Api« trägt. Sie mündet auf beiden Seiten in das tiefe, die ganze Gruppe umgebende Meer, und stellt somit einen Kanal dar, der von kleineren Schiffen als Durchfahrt benutzt werden kann. Aber auch seine Tiefe beträgt durchschnittlich nur 15—30 Meter. In der Umgebung der Inselgruppe fällt der Grund ringsum steil in Tiefen unter 4000 Meter ab.

Der Boden des Kraters ist in seinen flachsten Partien von feinem Sande bedeckt, in und auf dem eine ganz specifische Fauna von Asteriden Ophiuren, Synapten, Polychäten, Crustaceen, Jugendformen von Fischen usw. ihr Wesen treibt. Dort, wo stärkere Strömung herrscht, tritt das vulkanische Gestein frei zu Tage und hier hat sich eine üppige Korallenfauna entwickelt, die nun ihrerseits wieder Versteck und Nahrungsquelle für eine ganz andere Tiergemeinschaft bietet, unter der dem Beobachter besonders die wundervoll gefärbten und gezeichneten Fischformen aus den verschiedensten Gruppen auffallen, die seit Rumphius' Zeiten die Malayischen Gewässer berühmt gemacht haben. Diese Korallen bedecken nun vor allem Wände und Grund des oben beschriebenen Kanals, in dem durch den Gezeitenwechsel stets eine lebhafte Strömung herrscht. Diese Stellen bilden auch den Aufenthaltsort für die beiden leuchtenden Fischformen *Photoblepharon palpebratus* und *Anomalops katoptron*. Sie sind dort keineswegs selten und den Einwohnern sehr gut bekannt. Gleich in der ersten Nacht, als ich zu ihrer Beobachtung ausfuhr, konnte ich etwa 20 *Photoblepharon* und zwei *Anomalops* im Umkreise von wenigen 100 Metern feststellen, und auf meinen Wunsch, die Tiere lebend zu erhalten, brachten mir die Fischer am nächsten Tage etwa zehn von jeder Art. An Material war also kein Mangel, leider habe ich es zur Mitnahme gut erhaltener Exemplare nicht hinreichend ausgenutzt. In der Gewißheit genügenden Vorrates wartete ich mit dem Einsammeln einer größeren Menge bis zu den letzten

Tagen; da war stürmisches Wetter und die Fischer wegen der Weihnachts- und Neujahrsfeier schwer zur Arbeit zu bekommen. So mußte ich mich mit den Exemplaren begnügen, die mir zu Versuchszwecken gedient hatten. Sie waren fast alle dadurch beschädigt, daß die Tiere in der Gefangenschaft sich gegenseitig die Flossen abgenagt hatten.

Der Fang der Tiere macht keine Schwierigkeiten. Sie gehen leicht an die Angel, die mit kleinen Meerestieren als Köder versehen wird. Die gefangenen Tiere werden in Behälter getan, die aus dem Stengelgliede eines dicken Bambus bestehen. Ein solcher Köcher wird mit ein paar seitlichen Löchern versehen, oben und unten verschlossen und dann auf den Grund des Meeres versenkt an Stellen, wo die Fische auch frei vorkommen. An ihm wird ein Schwimmer befestigt, der es gestattet, den Köcher jederzeit wieder zu finden und nach Bedarf Fische zu entnehmen. Die Tiere halten sich darin ganz gut, bis zu mehreren Tagen. Das Verfahren ist deswegen so ausgebildet, da die beiden Leuchtfische von den Malayen selbst als Köder verwendet werden, in einer sehr eigentümlichen Weise, die auf die Funktion der Leuchtorgane einen wichtigen Rückschluß zuläßt. Es werden nämlich die Leuchtorgane dem lebenden Fische ausgeschnitten, was sich bei ihrer Lage leicht tun läßt, ohne sie stärker zu verletzen, und oberhalb des eigentlichen Köders an der Angel befestigt. Das Licht erhält sich auch an den isolierten Organen einige Zeit, bei *Photoblepharon* angeblich eine ganze Nacht, bei *Anomalops* einige Stunden. Die Fischer fangen auf diese Weise außerhalb des Kraterbeckens im tiefen Wasser größere Raubfische, auf die das Licht anlockend wirkt.

Der Aufenthaltsort beider Formen ist verschieden, eine Tatsache, die auch den Malayen bekannt ist und von ihnen durch die Namen der Fische zum Ausdruck gebracht wird. Sie bezeichnen nämlich den *Photoblepharon* als Ikan leweri batu, d. h. Steinfisch, den *Anomalops* dagegen als Ikan leweri ayer, d. h. Wasserfisch. Dem entsprechend haben wir in *Photoblepharon* eine Grundform, die hauptsächlich zwischen den Korallenfelsen steht und auf Beute lauert, während *Anomalops* beweglicher ist und im freien Wasser schwimmend seine Nahrung sucht. Dieser Lebensweise entspricht auch der Bau beider Arten. *Photoblepharon* ist höher, kürzer und gedrungener, *Anomalops* dagegen mehr cylindrisch und länger. Die Lebensweise beider Formen ist räuberisch. Ihre Nahrung besteht, soweit sich das nach meiner Rückkehr aus dem Mageninhalt feststellen ließ, aus all den kleinen Bewohnern der Korallengründe, vorwiegend Crustaceen.

Der erste Abend, an dem ich Gelegenheit hatte, die Tiere lebend

und in Freiheit zu beobachten, bescherte mir einen der großartigsten Eindrücke auf meiner ganzen Reise. Von meiner Wohnung aus gelangte man mit einem Ruderboot in wenigen Minuten zu der mehrfach erwähnten tieferen Rinne, in der die Tiere vorkommen. Als wir uns vorsichtig näherten, zeigte sich schon aus größerer Entfernung ein schnell beweglicher leuchtender Gegenstand. Der grünlich-weiße Lichtstrahl, der von ihm ausging, glich am ersten dem Reflex des Mondes auf dem Wasserspiegel; so wie dort schienen auch hier eine Reihe von leuchtenden Punkten über die leicht gekräuselten Wellen zu tanzen. Der leuchtende Körper veränderte schnell seinen Ort; als er in unsere Nähe kam, erwies er sich als ein schwimmender *Anomalops*. In seltsam verschlungenen, unregelmäßigen Kurven bewegte sich das Tier eine Zeitlang in der Umgebung unseres Bootes. Während dieser Zeit wurde das Leuchten rhythmisch unterbrochen, etwa so, daß nach 10 Sekunden Aufleuchten eine Pause von 5 Sekunden Dunkelheit eintrat. Die ganze Erscheinung glich in auffallender Weise dem Benehmen der Lampyriden mit intermittierendem Leuchten, die sich ebenfalls durch einen ganz unregelmäßigen Zickzackflug auszeichnen, die tropischen fast noch mehr als unsre europäischen Formen.

Eine kurze Strecke weiter kamen wir an den Rand des Kanals und fanden dort eine ganze Gesellschaft von *Photoblepharon*. Der einzig mögliche Vergleich für die Wirkung ihrer Leuchtorgane ist der mit einer Illumination durch Glühlämpchen. Die Tiere standen in ziemlich geringen Abständen zwischen den Korallenblöcken, deren Umrisse bei ihrem Licht ganz schwach erkennbar waren, unbeweglich und ohne die Intensität ihres Lichtes im geringsten zu verändern. Wir hielten uns etwa eine halbe Stunde an jener Stelle auf, und während dieser ganzen Zeit war kein Wechsel auf der Szene zu bemerken. An den in Gefangenschaft gehaltenen Tieren konnte ich später beobachten, daß das Leuchten auch bei Tage in gleicher Weise ungeschwächt fortdauert. Es ergab sich dabei ferner, daß auch *Anomalops* ein ganz konstantes Leuchten zeigt. Der rhythmische Wechsel des Lichtes kommt bei ihm zustande dadurch, daß das ganze Organ durch Drehung abgeblendet wird. Beide Fische verhalten sich also trotz des so verschiedenen Effektes im Prinzip der Lichterzeugung völlig gleich. *Photoblepharon* besitzt übrigens ebenfalls eine Abblendungsvorrichtung, eine lidartige schwarz pigmentierte Hautfalte, die vor das Leuchtorgan hoch gezogen werden kann; ich habe unter normalen Verhältnissen nie gesehen, daß er davon Gebrauch gemacht hätte. Über die Einflüsse mechanischer und chemischer Reize auf den Leuchtvorgang wird später im physiologischen

Teil genauer zu sprechen sein, hier sei nur bemerkt, daß sich auf keine Weise eine Erhöhung der Intensität oder eine Änderung im Charakter des Leuchtens herbeiführen ließ.

Weitere Angaben über die Lebensweise, besonders über die wichtige Frage der Fortpflanzung und Entwicklung zu machen, bin ich leider außerstande. Die Tiere, die ich gefangen habe, waren zum Teil mit völlig ausgebildeten Geschlechtsprodukten erfüllt, ferner befanden sich halberwachsene darunter; Jugendstadien habe ich jedoch nicht gesehen. Ich habe mehrfach die betreffenden Stellen abgefischt und zwar in der Weise, daß durch giftige Pflanzensäfte die Fische betäubt und an die Oberfläche gebracht wurden, die einzige rationelle Methode, um die Bewohner dieser Korallenwirrnisse zu erhalten. Niemals habe ich dabei ein Tier gefunden, das sich irgendwie in die Entwicklungsreihe eines der beiden Fische einfügen ließe. Auch von den Fischern bekam ich darüber keine Auskunft, dagegen berichteten sie, daß die Tiere das ganze Jahr dort vorkämen. Diese Angabe ist wichtig, weil sie geeignet ist, dem Einwurfe zu begegnen, der mir gelegentlich eines Vortrages vor der deutschen zoologischen Gesellschaft gemacht wurde. Dort wurde nämlich in der Diskussion bemerkt, es könne sich bei diesen beiden Formen um Tiefseefische handeln, die nur zur Laichzeit in die oberflächlichen Regionen emporstiegen. Neben verschiedenen anderen Gründen ist diese Angabe über ein gleichmäßiges Auftreten der Leuchtfische zu allen Jahreszeiten der beste Gegenbeweis gegen diese Annahme.

Morphologischer Teil.

Beide in Rede stehenden Fische sind der Wissenschaft schon seit länger bekannt. Der eine ist zuerst als *Sparus palpebratus* von Boddaert beschrieben, der andre als *Heterophtalmus katoptron* von Bleeker in seinem berühmten Werke über die Fische Niederländisch-Indiens, sogar eine Abbildung findet sich dort. Beide Beobachter haben auch das Leuchtorgan bemerkt, aber seine Funktion nicht erkannt; zu jener Zeit war ja das Vorkommen von derartigen Gebilden bei Fischen noch nie beobachtet. Boddaert hat das Organ als eine Schutzklappe aufgefaßt, zum Schirm gegen mechanische Verletzungen bei dem Leben zwischen Korallen. Lacepède macht daraus eine Abblendungsvorrichtung gegen die heftigen tropischen Sonnenstrahlen. Bleeker spricht sich gegen diese Auffassung aus, ohne jedoch selbst eine Deutung zu geben, ebenso Kner, der nach ihm dasselbe Tier als *Anomalops graeffei* beschrieb. Günther sprach als erster aus, daß es sich hier um Leucht-

organe handeln könne, allein die Übereinstimmung beider Formen in diesem Punkte bewog ihn, sie zu einer Species zusammenzuziehen, für die er den Namen *Anomalops palpebratus* wählte. Aus dem Jahre 1900 stammt der Bericht eines holländischen Regierungsarztes VORDERMAN, der 1897 ebenfalls auf Banda Gelegenheit hatte unsre Fische zu beobachten. Er unterscheidet wieder zwei Arten und macht ziemlich ausführliche, durchaus zutreffende Angaben über die Leuchtfunktion.

1899 kam dann die Siboga-Expedition nach Banda und im Reisebericht von WEBER finden wir auch einen längeren Passus über die Leuchtfische. Bei dieser Gelegenheit wird ihre systematische Stellung geklärt und die beiden nicht nur als gesonderte Species geschieden, sondern sogar in zwei Gattungen verteilt: *Photoblepharon* mit der einzigen Species *Photoblepharon palpebratus* und *Anomalops* mit der gleichfalls alleinstehenden Species *Anomalops katoptron*. Die ziemlich beträchtlichen Unterschiede beider Fische schon im äußeren Habitus rechtfertigen diese Trennung vollauf.

Beide gehören in die Familie der Carangiden, was sich schon äußerlich durch die charakteristische Gestaltung der Seitenlinie dokumentiert. Wie bei allen Angehörigen dieser Familie sind die in der Seitenlinie stehenden Schuppen vergrößert und erheben sich prismatisch über die Umgebung.

Photoblepharon palpebratus ist ein ziemlich kleines Tier. Das größte meiner Exemplare mißt 8,3 cm von der Schnauze bis zum Ende der Schwanzflosse, die andern zwischen 7 und 8 cm. Das von VORDERMAN beschriebene Exemplar hatte 8 cm Länge. Es scheint sich hierbei um ausgewachsene Tiere zu handeln, wenigstens wußten die Fischer auf Banda nichts von größeren Exemplaren. Die Geschlechtsdrüsen waren bei den von mir daraufhin untersuchten Exemplaren wohl entwickelt, die Eier scheinbar fast reif.

Die Körpergestalt ist ziemlich gedrungen und schmal. Die größte Höhe beträgt 3,1 cm, die größte Dicke 1,5 cm. Die einheitliche Rückenflosse zeigt zwei harte und 18 weiche Strahlen, die Afterflosse 1 : 14, die Bauchflosse 1 : 5 Strahlen.

Die Grundfarbe des Körpers ist ein tiefes Schwarzbraun. Die Flossen sind grauschwarz, Kopf und Kiemendeckel haben einen sammetschwarzen Ton. Abweichend gefärbt ist die Basis der Brustflossen und der Hinterrand des Suboperculum, die hellbläulich weiß erscheinen. Besonders auffallend ist die Seitenlinie. Die für Carangiden charakteristischen vorspringenden Schuppen erscheinen durchsichtig hell und zeigen einen irisierenden Glanz, der im vorderen Abschnitt der Seitenlinie

mehr ins Hellblaue, im hinteren ins Violette spielt. In der Verlängerung der Seitenlinie findet sich auf dem Kiemendeckel ein milchweißer Fleck.

Anomalops katoptron zeigt demgegenüber folgenden Habitus. Zunächst ist er länger und schlanker. Mein größtes Exemplar erreicht bei einer Höhe von 3,2 cm eine Länge von 10 cm. Nach den Angaben der Fischer sollen die Tiere aber bis gegen 30 cm lang werden. Damit würde auch übereinstimmen, daß das von BLEEKER abgebildete Exemplar 19,5 cm lang ist. Doch hatten meine großen Exemplare schon gut entwickelte Geschlechtsdrüsen. Auch die von VORDERMAN gefangenen Exemplare hatten dieselbe Größe (9,7 cm lang, 2,9 cm hoch, 1,9 cm

Fig. 1. *Photoblepharon palpebratus*. Skizze nach dem Leben.

breit), vielleicht ist dies also doch die Durchschnittsgröße ausgewachsener Tiere.

Die Flossenbildung unterscheidet sich von der bei *Photoblepharon* dadurch, daß die Rückenflosse geteilt ist. Die vordere besteht aus vier harten, die hintere aus einer harten und 15 weichen Strahlen, die Afterflosse zählt 2 : 10, die Bauchflosse 1 : 5 Strahlen.

Die Färbung ist ebenfalls dunkelbraun; an der Rückenflosse ist die basale Partie hellgrau, die distale schwärzlich, die übrigen Flossen sind durchweg grauschwarz, Kopf und Kiemendeckel tiefschwarz. Die Seitenlinie tritt viel weniger hervor, ist gestreckter und nicht vom übrigen Körper abweichend gefärbt.

Diese stumpfe schwärzlichbraune Färbung ist für Oberflächenfische in hohem Maße auffallend. Wir finden sie sonst nur bei in tiefen

Wasserschichten lebenden Formen vertreten. Der Bau des Körpers und der Flossen gleicht dagegen durchaus dem Typus der nahe verwandten Oberflächenfische und zeigt keine der charakteristischen Veränderungen, die als Anpassung an das Leben in der Tiefsee aufzutreten pflegen. Es liegt vielleicht am nächsten, die matte schwarze Farbe in direkten Zusammenhang zu bringen mit dem Auftreten der Leuchtorgane, für deren Glanz sie die beste Folie abgibt.

Die Leuchtorgane zeigen bei beiden Fischen in Lage und Bau eine große Ähnlichkeit. Sie liegen unmittelbar unter dem Auge in einer tiefen Grube, die sich als ein Teil der Augenhöhle darstellt. Allem Anschein nach ist diese Grube selbständig ausgebildet und erst sekundär mit der Augenhöhle in Verbindung getreten. Darauf weist hin, daß ihre distale Umgrenzung sich nicht in das normale Oval des Orbitalrandes einfügt, sondern sichelförmig darüber hinausgreift. Proximal, gegen die Schnauzenspitze hin flacht sich die Grube allmählich ab, so daß dort scheinbar der gewohnte Orbitalrand vorliegt, nur daß er bedeutend weiter ausgreift. Interessant ist nun, daß diesem Aushöhlungsprozeß der infraorbitale Schleimkanal ausgewichen ist. Für gewöhnlich erstreckt es sich bei Carangiden unmittelbar längs dem unteren Augenhöhlenrande. Hier finden wir ihn in ganz analoger Weise entlang dem unteren Rande der Leuchtgrube ziehen. Er ist also um deren Breite nach abwärts gerückt. Daß etwa die Augenhöhle ihren ursprünglichen Umfang gar nicht verändert und das Leuchtorgan sich auf Kosten des Auges Platz geschafft hätte, ist deshalb ausgeschlossen, weil das Auge sogar ungewöhnlich groß ist und eine gewöhnliche Augenhöhle reichlich ausfüllen würde. Das Leuchtorgan muß also zwischen Augenrand und infraorbitalem Schleimkanal entstanden sein und den letzteren mit zunehmender Entwicklung nach abwärts gedrängt haben. Dafür spricht auch der Verlauf der Nerven.

Die Größe des Leuchtorgans ist bei beiden Arten eine relativ ganz enorme. Bei *Photoblepharon* ist sie noch beträchtlicher als bei *Anomalops*. Sie beträgt dort bei meinem größten Exemplare in Länge und Breite 1,1 : 0,5 cm, d. h. mehr als ein Achtel der gesamten Körperlänge! Bei *Anomalops* ist es relativ bedeutend kleiner, 1,0 : 0,4 cm, immerhin noch ein Zehntel der Gesamtlänge.

Die Leuchtorgane beider Formen unterscheiden sich abgesehen von der Größe, schon äußerlich durch die verschiedenen Abblendungsvorrichtungen. *Photoblepharon palpebratus* verdankt ihr seinen Namen, er besitzt tatsächlich ein Gebilde, das einem Augenlide völlig analog ist. Eine tiefschwarze lockere Hautfalte erhebt sich vom unteren Rande

der Leuchtgrube wie eine untere Lidfalte; emporgezogen bedeckt sie das Leuchtorgan vollständig. Bei *Anomalops* fehlt diese Falte, dafür hat er aber eine besondere Einklappvorrichtung. Er vermag das Organ nach unten einzuschlagen, so daß die leuchtende Fläche gegen den Boden der Augenhöhle gekehrt wird. Die Drehung erfolgt um einen langen Knorpelstiel, der ganz am Vorderende des Kopfes, etwas unterhalb und lateral von den Nasenlöchern am Schädel befestigt ist. Von dort aus zieht er nach hinten unter dem Auge entlang; durch seine Einlagerung wird die obenerwähnte Abflachung der Leuchtgrube in ihrem oralen Teile hervorgerufen. Sein caudales Ende geht in einen Knorpelstab über, der im Leuchtorgan selbst gelegen ist. Auf seiner ganzen Länge ist dieser Knorpelstiel nur von ganz lockerem Bindegewebe umhüllt, also offenbar leicht drehbar. Die Drehung geschieht mit Hilfe zweier antagonistisch wirkenden Muskeln. Der eine greift an der nach außen gelegenen Seite des Leuchtorganstiels an, wendet sich ziemlich steil aufwärts nach innen und etwas caudal. Sein Zug bewirkt eine Drehung des Stieles nach oben, also das Aufklappen des Organs. Sein Antagonist, bedeutend stärker, sitzt an der Innenseite des Knorpelstiels, zieht mit langer platter Sehne dem Stiele entlang oralwärts und inseriert etwas unterhalb der Nasengrube. Er besorgt das Einklappen des Organs. Im Hintergrunde der Leuchtgrube, hinter der Mitte des Organs liegt noch eine eigenartige halbmondförmige gekrümmte Hautfalte, gestützt von einem sehr straffen Bindegewebe. Sie dient vielleicht als eine Art Sprungfeder, die das Organ immer gegen den vorderen Rand der Leuchtgrube angedrückt hält, vielleicht untertsützt sie auch das Aufklappen der Leuchtfläche.

Bei *Photoblepharon* ist das Organ in ähnlicher Weise befestigt, es befinden sich in seiner Umgebung ähnlich verlaufende Muskeln. Trotzdem habe ich an lebenden Tieren niemals ein Einklappen des Organs bemerkt. Die Lidfalte scheint als Abblendungsapparat völlig auszureichen. Wichtig ist jedenfalls, daß beide Organe in gleicher Weise befestigt sind und nur durch diesen einen, im oralen Augenwinkel gelegenen Stiel mit dem Kopfe zusammenhängen. Diese freie Lage der Organe — etwas ganz einzig dastehendes in der Reihe der Leuchtorgane bei Fischen — macht es auch verständlich, daß die Fischer auf Banda sie so leicht für ihre Fangzwecke herauspräparieren können, ohne sie nennenswert zu verletzen.

Betrachtet man die herausgenommenen Organe, so ergibt sich ein weiterer Unterschied. Das Organ des *Anomalops* ist sehr regelmäßig geformt; die äußere Fläche ist ziemlich eben, nur ganz wenig nach den

Rändern abfallend. Im Umriß stellt sie ein ziemlich längliches Ellipsoid dar (großer zu kleiner Durchmesser — 10 : 4 mm). Der ganze Körper des Organs vergleicht sich am besten mit einer bis zum Rande gefüllten Fleischermulde. Von der leuchtenden Außenfläche, der die obere, offene Seite der Fleischermulde entspricht, krümmen sich die Seitenflächen rings im sanften Bogen gegeneinander und vereinigen sich zu einer wieder fast ebenen, nur wenig konvexen Rückenfläche.

Das Organ von *Photoblepharon* ist bedeutend tiefer und unregelmäßiger in der Form. Dies beruht darauf, daß sich eine Knorpelspange unter der Rückfläche hinzieht, die nicht in der Mittellinie, sondern etwa auf der Grenze des unteren und mittleren Drittels verläuft. Sie verbreitert sich am oralen wie am caudalen Ende zu einer Querspange; die orale geht dann in den Knorpelstiel des ganzen Organs über. Diese Längsspange hat nun überdies nicht überall die gleiche Höhe, sondern zwischen dachfirstartigen Erhebungen an den Enden liegt in der Mitte eine Einsenkung, so daß das Ganze von der Seite gesehen Sattelform hat.

Diese Leuchtorgane liegen in der Augenhöhle unmittelbar unter dem Auge und zwar so hoch, daß sie mit ihrem oberen Rand bis an den Unterrand der Pupille reichen. Blickrichtung und Richtung der vom Leuchtorgan ausgehenden Strahlen sind annähernd dieselben; der Fisch überblickt also gerade den Lichtkegel seines Scheinwerfers und kann die darin auftauchende Beute sofort wahrnehmen. Damit kein Licht in das Auge selbst fällt, ist die ganze Rückseite des Organs tiefschwarz pigmentiert; ebenso ist die ganze Grube, in der es liegt, schwarz ausgeschlagen und auch die Lidfalte bei *Photoblepharon* zeigt dieselbe Färbung. Die leuchtende Außenseite dagegen hat eine durchscheinend hellgelbe Farbe, von der sich scharf das Rot einer Anzahl von Gefäßen abhebt, die einander parallel, allmählich sich verschmälernd, vom unteren Rande gegen den oberen emporziehen.

Der Bau der Leuchtorgane zeigt bei beiden Formen im Prinzip dieselben Verhältnisse. Er ist im Vergleich zu den meisten bei Fischen beobachteten Leuchtorganen sehr einfach und in all seinen Teilen ohne weiteres verständlich.

I. Der Leuchtkörper.

Der Teil des Organs, der die eigentlich leuchtende Substanz liefert, ist eine typische Drüse. Auf dem Schnitt sehen wir die Hauptmasse des ganzen Organs eingenommen von einer großen Zahl von Drüsenschläuchen, die, einander annähernd parallel, von der Rückwand gegen die leuchtende Außenfläche hinstreben (Fig. 2). Die Länge dieser

Schläuche nimmt regelmäßig von den Rändern des Organs gegen die mittlere Partie hin zu. Bei dem schon oben gebrauchten Vergleich mit einer Fleischermulde würde der Leuchtkörper deren Hohlraum ausfüllen, während die Holzwände vom Reflektor dargestellt würden. Man könnte den Leuchtkörper auch beschreiben als ein halbiertes Rotationsellipsoid, wobei die Halbierungsebene der leuchtenden Oberfläche entsprechen würde.

Die Drüsenschläuche liegen eng aneinander gedrängt, nur von spärlichem Bindegewebe umscheidet, in dem Blutgefäße verlaufen. Unter der Oberfläche angekommen, vereinigen sich immer eine Anzahl

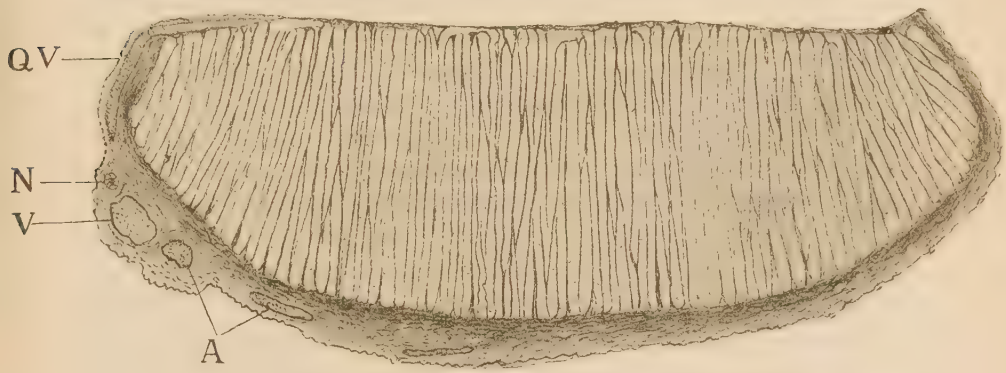

Fig. 2. Querschnitt durch das Leuchtorgan von *Anomalops katoptron*. *A*, Arterie mit Seitenast; *N*, Längsstamm der Nerven; *QV*, Quervene; *V*, Längsstamm der Vene.

von Drüsenschläuchen zu einem gemeinsamen Sammelbecken. Aus dessen Mitte führt ein schmaler Ausführungsgang, Cutis und Epidermis durchsetzend, nach außen. Der Durchmesser der Mündung beträgt 20—30 μ. Diese Poren waren mir bei der ersten eiligen Durchsicht einer schlechten Serie entgangen, bzw. ich hatte sie für Risse im Präparat gehalten. Infolge dessen habe ich in meinem Rostocker Vortrag die Organe als Drüsen ohne Ausführgang bezeichnet, ein Irrtum, den ich hiermit ausdrücklich richtig stellen möchte. Bisher waren — von einer Bemerkung von Brauer abgesehen — nur geschlossene Organe oder solche mit einem Ausführgang bekannt. Hier dagegen haben wir eine ganze Anzahl von Einzelporen, von denen jede einem Bündel von Drüsenschläuchen als Ausfuhröffnung dient. Diese zusammengehörigen Drüsen stellen in ihrer Anordnung etwa einen Cylinder dar, dessen eine schmale Seite auf dem Reflektor aufruht, während in der Mitte der anderen sich der Ausführungsgang befindet. Letzteres trifft übrigens nicht streng zu, sondern bei manchen, speziell den in den Randpartien

gelegenen Drüsengruppen durchsetzt der Ausführungsgang die Cutis und Epidermis in schräger Richtung, dann meist vom Rande gegen die Mitte des Organs gerichtet. Die Anzahl der nebeneinander gelegenen Drüsenschläuche, die auf einem durch die Ebene des Ausführungsganges gelegten, also den Cylinder längs halbierenden Schnitt getroffen werden, beträgt 8—10. Es wäre also richtiger, statt von einer Drüse, von einer Summe von Einzeldrüsen zu sprechen, die zu einem großen Komplex vereinigt sind. Jede Einzeldrüse würde bestehen aus einem kurzen Ausführgang, einem weiten Sammelbecken und davon abgehenden, parallel in die Tiefe steigenden Einzelschläuchen. Will man sie in einen Typus einordnen, so handelt es sich jedenfalls um eine acinöse Drüse, deren Form dadurch modifiziert ist, daß die Acini lang gestreckt und einander parallel geordnet sind. Sie würden unter den Hautdrüsen der Wirbeltiere (denn um modifizierte Hautdrüsen handelt es sich hier sicher) ihr Analogon in den Talgdrüsen finden. Handelte es sich um ein Landwirbeltier, so würde man mit großer Wahrscheinlichkeit von Homologie sprechen können, leider kennen wir von Fischen derartige Drüsengebilde sonst nicht.

Die Anordnung der Einzeldrüsen ist eine ganz regelmäßige, was wohl schon rein mechanisch bedingt ist als Folge der Zusammendrängung auf einen engen Raum. Wir finden infolgedessen auch die Poren in regelmäßigen Abständen, die dem Durchmesser der Einzelcylinder entsprechen müssen, über die Oberfläche zerstreut. Ein Querschnitt des Organs zeigt Wabenstruktur: dicht zusammengedrängte Polygone, etwas abgerundet und unregelmäßig dadurch, daß sich Bindegewebe zwischen die Drüsenschläuche drängt (Fig. 5). In diesem Bindegewebe verlaufen kleine Blutgefäße, ebenfalls in ziemlich regelmäßiger Anordnung. Um jedes derartige Gefäß ordnen sich die Drüsenschläuche in einer Sternfigur, so daß ein sehr zierliches Bild entsteht.

Die Stellung der Drüsenschläuche ist im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche, doch in den Randpartien etwas geneigt, gegen das Centrum konvergierend, entsprechend der Krümmung der Reflektorfläche dieser Bezirke. Doch nicht so stark, daß etwa die Drüsenschläuche auf dem Reflektor senkrecht ständen, vielmehr ist der mit der Oberfläche gebildete Winkel weniger spitz als der mit der Reflektorfläche (Fig. 2).

Histologisch bietet der Leuchtkörper durchaus das Bild von Drüsengewebe. Wir sehen die Einzelschläuche erfüllt von Sekret, das, im Leben eine völlig durchsichtige Flüssigkeit, bei der Konservierung gerinnt und dann die Form von feinsten Körnchen oder Tröpfchen annimmt. Bei meinen meisten Präparaten liegen sie dicht gedrängt ohne besondere Anordnung, bei einem in Formol konservierten Exemplar von

Photoblepharon ergibt sich eine schlierenartige Lagerung in Körnchenreihen. Die Beschaffenheit des Sekretes ändert sich vom Grunde der Drüsenschläuche bis zum Ausführgang nicht in einer mikrochemisch nachweisbaren Art.

Geliefert wird dies Sekret von den, die Drüsenschläuche auskleidenden Epithelzellen. Die Sekretion erfolgt in der bei holocrinen Drüsen üblichen Weise. In dem dem Lumen zugekehrten Teile des Zelleibes bildet sich ein Sekretraum, worin schon dieselben Körnchen wie in dem freien Sekret nachweisbar sind. Diese Sekretvacuole wächst heran und entleert sich endlich in das Lumen. Bei den von mir angewandten Konservierungsmethoden (Flemmings Gemisch, Alkohol, Formol) ist es in den Präparaten meist sehr schwer, die Grenze zwischen dem körnerhaltigen Protoplasma der Zellen und den frei im Lumen liegenden Sekret zu sehen, so daß die Zellform schwer exakt zu bestimmen ist. Doch kann man sehr gut verfolgen, wie vom Grunde des Drüsenschlauches gegen den Ausführgang sich die Beschaffenheit der Zellen ändert. Dicht über dem Grunde sind sie groß, rundlich und protoplasmareich, mit einem etwa in der Mitte des basalen Teiles gelegenen Kern. Je weiter man nach oben kommt, desto mehr wird das Plasma zugunsten des gebildeten Sekretes reduziert. Die entstehende Vacuole drängt den Kern auf die Seite. Flächenschnitte zeigen dann einen Ring von Protoplasma, in der Mitte eine große Vacuole. Die Grenzen der einzelnen Zellen sind schwer aufzufinden, es entsteht also ein Bild, wie es Fig. 3 zeigt. Man sieht darauf, daß die Kerne aus der Mitte der Zelle in diese Protoplasmaringe gerückt sind. Je weiter man nach oben kommt, desto mehr erscheinen die Zellen reduziert; endlich vermag man nur noch einen schmalen Belag von Plasma an der Wand des Drüsenschlauches nachzuweisen, in dem sich in großen Abständen flache Kerne

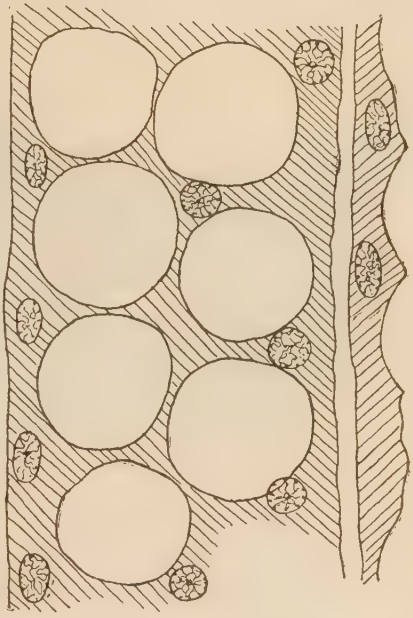

Fig. 3. Drüsenschlauch von *Anomalops*. Seitlicher Längsschnitt.

finden. Man hat den Eindruck, daß die Zellen bei der Sekretbildung verbraucht werden. Damit würde übereinstimmen, daß sich am Grunde des Drüsenschlauches eine Vermehrungszone befindet (Fig. 4). Dort liegen große plasmareiche Zellen, ein unregelmäßiges geschichtetes Keimlager bildend, in dem lebhafte Zellteilung herrscht. Die Konservierung reicht nicht aus, um deutliche Mitosebilder zu geben, doch kann man aus der Beschaffenheit der Zellen mit Sicherheit entnehmen, daß hier Teilungen stattfinden, und zwar so lebhaft, daß fast jede Zelle sich in einem Stadium der Mitose befindet. Die Zellen dieser Region unterscheiden

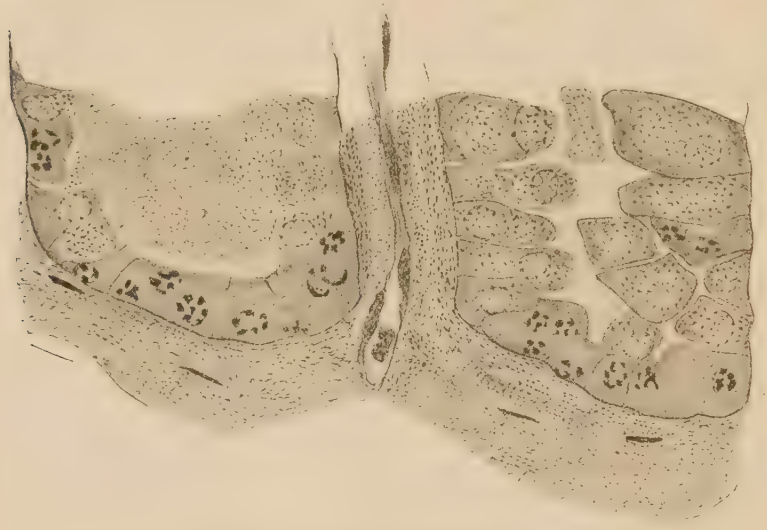

Fig. 4. Unterster Abschnitt zweier Drüsenschläuche von *Anomalops*.

sich auch färberisch von den funktionierenden Drüsenzellen; ihr Plasma ist dichter und färbt sich stärker. Besonders bei *Photoblepharon* fand ich im Grunde der Drüsenschläuche oft einige sehr große Zellen, deren Plasma sich mit Orange-G intensiv färbte. Ich nahm zuerst an, daß diese Zellen eine specifische Bedeutung hätten, später überzeugte ich mich jedoch durch den Vergleich, daß es sich nur um junge Drüsenzellen handelt. Wir hätten uns also vorzustellen, daß die Drüsenzellen bei der Produktion des Leuchtsekretes allmählich verbraucht werden und daß zu ihrem Ersatz im Grunde der Drüsenschläuche eine fortgesetzte Neubildung stattfindet. Es schieben sich die neugebildeten Zellen langsam an der Wand des Drüsenschlauches empor, dabei die oben geschilderten Stadien durchlaufend. Zwischen den beiden Arten läßt sich in der Lage der Zellkerne ein Unterschied feststellen. Bei *Photoblepharon* sieht man

auf Flächenschnitten durch das Organ die Zellkerne ziemlich unregelmäßig an den Wänden der Drüsenschläuche verteilt; bei *Anomalops* dagegen liegen sie stets in den Ecken der Schläuche, wo sich die größte Plasmamenge zusammendrängt (Fig. 5). Infolgedessen trifft man auf Längsschnitten meist in den oberen Teilen der Drüsenschläuche gar keine Kerne, nur dort, wo ein Bindegewebszug getroffen ist, stehen an den ihm anliegenden Zellwänden die Kerne in einer Reihe untereinander. Jeder in einer Plasmaerhebung, die dem Durchschnitt durch einen der oben geschilderten Plasmaringe entspricht.

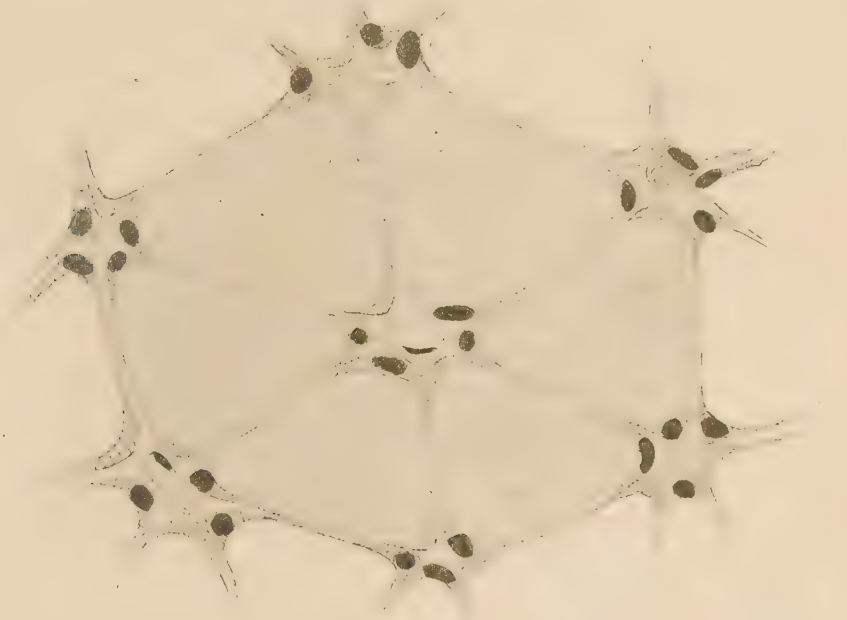

Fig. 5. Drüsenschläuche von *Anomalops* im Querschnitt.

Ganz plötzlich ändert sich das Bild, wenn wir, die Drüsenschläuche aufwärts verfolgend, an das Sammelbecken und den Ausführungsgang kommen. Dort findet sich überall ein ein- bis zweischichtiges hohes Epithel, das am Ausführungsgang ohne Grenze in das Epithel der äußeren Oberfläche übergeht.

Der ganze Leuchtkörper liegt in der Tiefe der Cutis eingebettet. Außer durch die Bindegewebszüge, welche sich zwischen den einzelnen Drüsenschläuchen hinziehen, dokumentiert sich das vor allem durch

eine starke Bindegewebslage, welche die Außenfläche der Leuchtdrüsen überzieht und nur von den Porengängen durchsetzt wird. In dieser Bindegewebsschicht verlaufen die oben erwähnten, schon im Leben deutlich sichtbaren größeren Gefäße. Auf ihr ruht dann das mehrschichtige äußere Körperepithel. Cutis und Epidermis dieser Gegend sind im Leben völlig klar durchsichtig.

II. Der Reflektor.

Nach hinten wird der Leuchtkörper abgeschlossen durch eine breite Zellenlage, die sich schon durch den starken Glanz, den sie noch auf Schnitten zeigt, ohne weiteres als Reflektor zu erkennen gibt. Form und Lage dieser Schicht ist schon bei Besprechung der äußeren Gestalt der Organe erwähnt worden. Sie stellt in dem oben gezogenen Vergleich die Mulde dar, in der der Leuchtkörper ruht, bzw. sie bildet die Oberfläche des halbierten Rotationsellipsoides. Wie aus Fig. 6 hervorgeht, ist die Dicke dieser Schicht ziemlich beträchtlich. Im allgemeinen ist sie an allen Stellen etwa gleich stark. Im oralen Teil, dem die größte Menge an Hüll- und Stützgewebe anliegt, erscheint sie etwas breiter, doch sind diese Unterschiede möglicherweise künstlich entstanden.

Bei den beiden Species ist der Reflektor ziemlich gleich stark ausgebildet. Im Leben reflektiert er nur das grünliche Licht des Leuchtkörpers und zeigt niemals irisierenden Glanz, wie man das beispielsweise bei Cephalopoden (*Heteroteuthis*) oder im suborbitalen Organe der Stomiatiden beobachten kann. Diese reflektierende Kraft beruht auf der Einlagerung von Guaninkristallen in die ihn zusammensetzenden Zellen. Diese Methode ist bei Fischen nicht ungewöhnlich und schon von mehreren Seiten beschrieben worden. Daß diese Guaninkristalle der Grund für die Reflexion sind, wurde mir ohne meine Absicht dadurch demonstriert, daß bei den Formolpräparaten, wo sie aufgelöst waren, jeder Glanz verschwunden war. Sehr eigenartig ist die Form der Reflektorzellen. Obwohl ich in der Lage war, sie an Exemplaren mit und ohne Guaningehalt zu untersuchen, bin ich über ihre Gestalt doch nicht so recht ins Klare gekommen. Auf Längsschnitten hat man zunächst den Eindruck von langen schmalen typischen Bindegewebszellen mit stäbchenförmigen Kernen. Der Plasmaleib zeigt eine undeutliche Längsstreifung und zwischen diesen einzelnen Lamellen befinden sich die Lagen von Guaninkörnern (Fig. 4). Die beiden Formen unterscheiden sich im Aufbau der ganzen Reflektorschicht insofern, als bei *Anomalops* sofort an der Basis der Leuchtdrüsen Zellschichten liegen, die dicht mit Kristallen erfüllt sind. Der Kristallreichtum nimmt dann

nach außen allmählich ab. Bei *Photoblepharon* umgekehrt. Die obersten Schichten zeigen nur spärliche Einlagerungen; sie nehmen bis zu einem Maximum zu und darauf nach außen wieder etwas ab. Die Zellschichten liegen bei beiden dem Reflektor zunächst am engsten gedrängt, nach außen zu werden sie lockerer. Man sieht dann deutlich, daß sie in welligen Zügen angeordnet sind; stellenweise sind einzelne Abschnitte solcher Züge, die vielleicht aus je einer Zelle bestehen, isoliert. Züge dieses

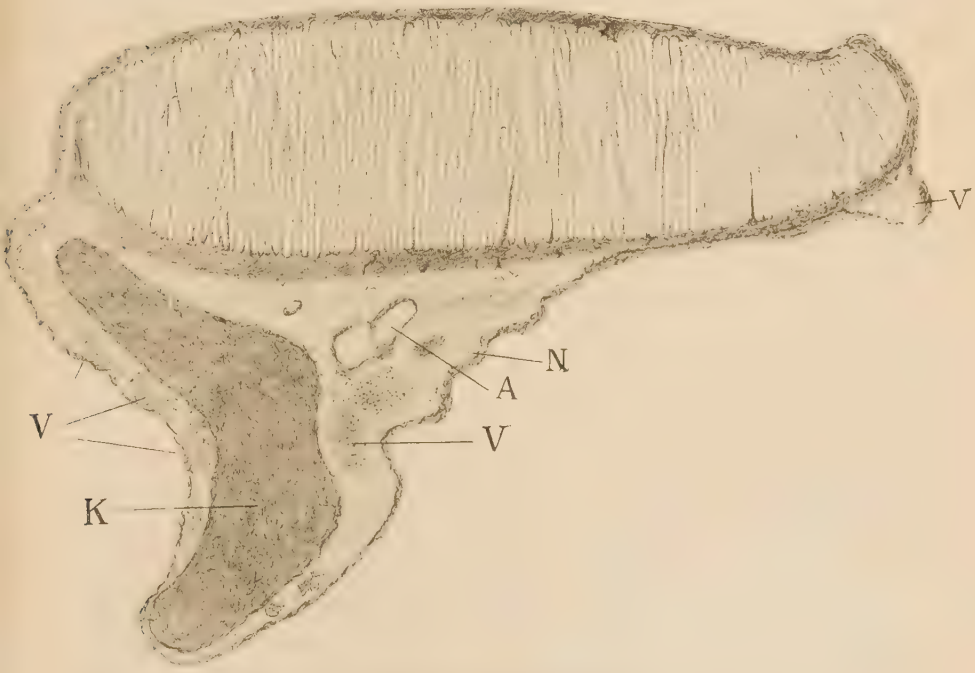

Fig. 6. Leuchtorgan von *Photoblepharon palpebratus*. Querschnitt. *A*, Arterie mit Klappe; *K*, Knorpelspange; *N*, Längsnerv; *V*, Venensinus.

Reflektorgewebes dringen auch zwischen die Leuchtdrüsen ein, besonders in Begleitung von Gefäßen, bei *Anomalops* tiefer als bei *Photoblepharon*.

Untersucht man nun Querschnitte der Organe, so findet man nicht, wie zu erwarten war, auch Querschnitte von typischen Bindegewebszellen, sondern das Bild gleicht ganz dem der Längsschnitte. Wieder finden wir ganz schmale Zellbänder mit flachen scheinbar längs gestreckten Kernen; dem Zelleibe eingelagert Reihen von Guaninkörnchen, zwischen denen sich Faserzüge ausspannen. Durch Kombination dieser beiden Bilder wird man zur Vorstellung von flachen aber rundlichen oder eckigen, jedenfalls in Länge und Breite annähernd gleich ausgebildeten Zellen

geführt. Damit würde das Bild übereinstimmen, das man auf Schnitten findet, die parallel zur Oberfläche des Leuchtorgans geführt sind. Man sieht dort auf Präparaten, in denen das Guanin aufgelöst ist, eine Anzahl von ovalen Kernen, deren Tiefendurchmesser sehr gering ist, wie sich beim Fokusieren zeigt. Sie entsprechen den langgestreckten schmalen Kernen der andern Schnittrichtung. In ihrem Umkreis finden sich helle Räume, in denen man schattenhafte Reste der Guaninkörner erkennen kann. Sie werden durchzogen von spärlichen verzweigten Fibrillen, die vielfach ein weites Netzwerk zu bilden scheinen, in dessen einzelnen Maschen die Kerne liegen. Zellgrenzen sind mit Sicherheit auf keinem der Präparate zu erkennen, daher auch die Ungewißheit über die Richtigkeit der hier vorgetragenen Auffassung. Derartig gestaltete Zellen sind für Bindegewebe recht ungewöhnlich und um Bindegewebszellen muß es sich hier unbedingt handeln. Ähnliche Bilder findet man stellenweise bei den Reflektoren der Leuchtorgane von Cephalopoden.

Eine eigenartige Form von Zellen findet sich noch bei *Anomalops* im unteren Drittel des Organs. Dort sieht man auf Querschnitten außerhalb des Reflektors zwischen ihm und dem Pigmentmantel eine Anzahl Zellen aufgereiht, die bei dieser Schnittführung als schmale Rechtecke erscheinen, die parallel zu den langen Seiten eine feine Längsstreifung zeigen. Zwischen diesen Längsstreifen liegen wenige lange stabförmige stark lichtbrechende Gebilde eingelagert. Sie sind größer und länger als die Guaninkörner des eigentlichen Reflektors. Die schmalen Seiten der Zellen sind dem Pigment bzw. dem Reflektor zugekehrt, mit den langen Seiten berühren sich die Zellen gegenseitig. Sie liegen in einer Schicht nebeneinander. Diese umfaßt zunächst den gegen die Oberfläche aufgebogenen Teil des Reflektors und lagert sich dann auch dem unteren Teil der Leuchtfläche vor, sich zwischen Epithel und die gewöhnliche Cutis einschiebend. Bei *Photoblepharon* habe ich nichts derartiges gefunden.

III. Pigmentgewebe.

Den Abschluß des ganzen Organs nach außen bildet ein Mantel von Pigmentgewebe, es allseitig umgreifend und nur die Leuchtfläche freilassend. Das Pigment findet sich sowohl im Bindegewebe wie im Epithel. Im Bindegewebe liegen subepithelial Züge von mehr oder weniger lang gestreckten, unregelmäßig gestalteten verzweigten Zellen, die ganz mit braunen Körnchen erfüllt sind. Sie drängen sich meist so dicht, daß der Zellkern gar nicht sichtbar wird. Ihre Form ist die

für Pigmentkörner gewöhnliche unregelmäßig eckige. Von diesem annähernd geschlossenen Mantel von Pigmentzellen erstrecken sich nun auch Züge in das Bindegewebe, das in wechselnder Breite den Raum hinter dem Reflektor erfüllt. Vor allem umhüllen sie vielfach die dort verlaufenden Gefäße. Eine Reihe von besonders großen Pigmentzellen liegt im oralen Teile des Organs von *Anomalops*, sich zwischen eine Knorpelkapsel und den Reflektor einschiebend. Die Zellen dort sind regelmäßig kugelig gestaltet und entsenden nach allen Seiten zierliche pseudopodienartige Reihen von Pigmentkörnchen.

Im Epithel liegt das gleiche braune Pigment, aber nicht so dicht, so daß man stets die einzelnen Körner deutlich voneinander abgrenzen kann. Sie liegen unregelmäßig im Plasma zerstreut, häufig einen dichten Kranz um den Kern bildend. Am stärksten sind die Einlagerungen in den obersten platteren Epithellagen.

Außer auf der Rückfläche der Leuchtorgane findet sich das gleiche Pigment in der ganzen Grube, die das Leuchtorgan aufnimmt, sowie bei *Photoblepharon* auch in der Lidfalte. Überall tritt in Cutis wie in Epidermis Pigment auf, stellenweise in mächtigen Lagen, die den Teilen makroskopisch einen tiefen sammetschwarzen Ton verleihen.

IV. Hüll- und Stützgewebe.

Zwischen Reflektor und Pigmentschicht ist bei beiden Formen in wechselnder Ausdehnung Bindegewebe eingeschaltet, in dem Gefäße und Nerven verlaufen und außerdem auch knorpelige Stützapparate eingelagert sind. Dies Bindegewebe ist am oralen Pol der Leuchtorgane am stärksten ausgebildet und nimmt gegen das caudale Ende hin ab. Bei *Photoblepharon* ist es beträchtlich stärker entwickelt als bei *Anomalops* (vgl. Fig. 2 und 6). Es besteht aus einem weitmaschigen Fasergerüst, in dessen kugelige Hohlräume im Leben Fett eingelagert war. Bei *Photoblepharon* enthält es außerdem große Blutsinus.

Das Stützgewebe besteht aus Knorpel. Die beiden Formen unterscheiden sich darin, daß bei *Photoblepharon* Faserknorpel, bei *Anomalops* dagegen hyaliner Knorpel zur Ausbildung gelangt ist. Im Stiele des Organs von *Photoblepharon* finden sich allerdings auch Zellen, die schon das Gepräge von hyalinem Knorpel tragen, Es zeigt sich ein allmählicher Übergang zwischen beiden Typen. Der Faserknorpel nimmt dann immer die Randpartien ein, während der Kern zu hyalinem Knorpel ausgebildet ist. Bei *Anomalops* findet sich dagegen nur hyaliner Knorpel, obwohl bei ihm das Knorpelgewebe an Masse und Bedeutung sehr zurücksteht. Wir finden hier nur eine Knorpelkappe am oralen

Ende, die, ausgehend vom Stielknorpel, den Reflektor bis dicht an die Leuchtfläche umgreift und oben wie unten je einen fingerförmigen Fortsatz in der Längsrichtung des Organs vorschiebt. Beide Fortsätze sind kurz, der längere untere durchzieht etwa $^1/_5$ des ganzen Organs. Bei *Photoblepharon* dagegen liegt eine Knorpelspange, die als bestimmend für die äußere Gestalt des Organs schon oben erwähnt wurde, längs der ganzen Rückfläche. Sie erstreckt sich auf der Grenze zwischen unterem und mittlerem Drittel, ist in der Mitte sattelartig vertieft und schmal, an beiden Enden erhöht und zu einer Querspange verbreitert. Die orale stärkere Verdickung steht in Verbindung mit dem Knorpelstab des Stieles.

V. Gefäße.

Die Gefäßversorgung ist bei beiden Fischen, obwohl im Prinzip gleich, doch sehr verschieden ausgebildet; bei *Photoblepharon* reicher und komplizierter als bei *Anomalops*. Die zuführende Arterie verläuft zusammen mit dem Leuchtnerven oberhalb des Organs im Grunde der Orbita, bis fast an deren vorderen Rand, biegt dann scharf nach unten und weiterhin caudad um, zieht entlang dem Knorpelstiel des Organs und tritt an dessen vorderem Ende in das hinter dem Reflektor gelegene Bindegewebe ein. Das Gefäß zieht nun in der Längsrichtung am Reflektor entlang und gibt auf diesem Wege eine große Zahl von einander parallelen Seitenästen ab, die also quer hinter dem Reflektor verlaufen. Diese ihrerseits entsenden dann in regelmäßigen Abständen feine Gefäße, die den Reflektor durchsetzen und als Capillaren zwischen die Drüsenschläuche eindringen. Sie verlaufen in dem die Einzelschläuche umscheidenden Bindegewebe gegen die Oberfläche aufsteigend und geben durch ihre gesetzmäßige Anordnung Veranlassung zu den zierlichen Sternfiguren der um sie gereihten Drüsenschläuche. Während dieses Verlaufes durch den Leuchtkörper gibt das Blut Sauerstoff an die Leuchtzellen ab und gelangt, venös geworden, an die Oberfläche, wo es sich in Venen sammelt. Diese, die schon im Leben sichtbaren roten Gefäßstreifen, ziehen von oben nach unten über die Leuchtfläche dahin und nehmen dabei durch die Einmündung von Seitenstämmen an Umfang beträchtlich zu. Sie vereinigen sich dann hinter dem Reflektor zu einem Längsstamme, der am Oralende das Organ verläßt und sich in die Orbitalvenen ergießt.

Die Unterschiede zwischen den beiden Arten sind nun folgende. *Anomalops* hält sich genau an das eben dargelegte Schema. Es ist nur ein Längsstamm vorhanden, der an der unteren Kante des Leuchtorgans

entlang verläuft, an der Stelle, wo die Rückfläche in die Seitenfläche umzubiegen beginnt (Fig. 2). Dort befindet sich bei *Anomalops* die einzige größere Anhäufung von Bindegewebe. Die Quergefäße ziehen dicht unter dem Reflektor, zum Teil in seine äußersten Schichten eingelagert nach oben und geben auf diesem Wege ihre Seitengefäße ab, die, sich mehrfach gabelnd, als Capillaren zwischen die Leuchtdrüsen eintreten. Die daraus gesammelten Venen verlaufen zwischen dem Sammelbecken der Leuchtdrüsen, unter der zusammenhängenden Bindegewebsschicht, die die Vorderfläche des Drüsenkörpers überzieht. Ihre Zahl ist beträchtlich, über 20, ihr Kaliber dagegen gering. Sie biegen am unteren Rande der Leuchtfläche außen um den Reflektor herum und sammeln sich auf der Rückseite etwas unter der Arterie zu einem Längsstamm. Dieser durchzieht fast die ganze Länge des Organs als ein scharf begrenztes Rohr, nur am oralen Ende steht mit ihm ein Blutsinus in Verbindung, der die Knorpelkapsel umspült.

Bei *Photoblepharon* liegt der Hauptstamm der Arterie nicht im unteren Winkel des Organs, sondern dicht oberhalb des Knorpelstabes in weitmaschigem Bindegewebe. Er gibt bald nach seinem Eintritt mehrere starke Seitenstämme ab, die in schräger Richtung nach dem caudalen Ende ziehen. Von diesen Längsstämmen gehen dann die Queräste ab, sie liegen in dem viel reichlicherem Bindegewebe weiter vom Reflektor entfernt. Die Verbreitung der Capillaren und ihre Vereinigung zu Venen verläuft wie bei *Anomalops*. Die Queräste der Venen sind weniger zahlreich, acht bis zehn, dafür stärker im Durchmesser und verlaufen nicht zwischen den Drüsenbecken, sondern oberflächlicher, innerhalb der Cutisdecke dicht unter dem Epithel. Der zurückführende Längsstamm der Vene ist aufgelöst in zahlreiche Blutsinus, die das weitmaschige Bindegewebe erfüllen und den Knorpelstab umgreifen. Am mächtigsten entwickelt sind sie im oralen Drittel des Organs. Mehrere Venenstämme führen endlich das Blut aus dem Organ heraus. Im Verhältnis zur Größe des Organs ist bei *Photoblepharon* die Blutmenge größer und die Gefäßanordnung komplizierter.

Das auffallendste am ganzen Gefäßsystem ist eine Art Klappeneinrichtung in den Arterien. Beim Abgang eines Seitenastes springen seine Wandungen trichterartig gegen das Lumen des Hauptgefäßes vor, die Eingangsstelle beträchtlich verengernd (Fig. 7). Diese Verengerung wird bedingt durch eine Zellschicht, die wohl der Media der Arterienwand angehört. Der Bau der Zellen weicht aber wesentlich von dem gewöhnlicher Muskelzellen der Muscularis ab. Sie sind annähernd rundlich, durch gegenseitigen Druck polygonal, enthalten ein dichtes,

körniges Plasma und einen ovalen Gang. Dieses Bild bleibt sich bei allen Schnittrichtungen gleich, es handelt sich also nicht etwa um quergetroffene Muskelzellen. Intercellularsubstanz ist nicht in nennenswertem Maße vorhanden, es können also auch nicht knorpelige Versteifungsapparate sein in der Art wie wir sie sonst im Wirbeltierkörper finden, dagegen besteht eine gewisse Ähnlichkeit mit Chordazellen oder den Achsenzellen der Tentakel bei Cölenteraten. Eine deutliche Membrana elastica interna setzt diese Zellschicht von der Intima ab, die allerdings in ihrem Bereich so dünn wird, daß sie auf der Spitze der Klappe kaum nachzuweisen ist. Von dieser Membran aus zieht sich

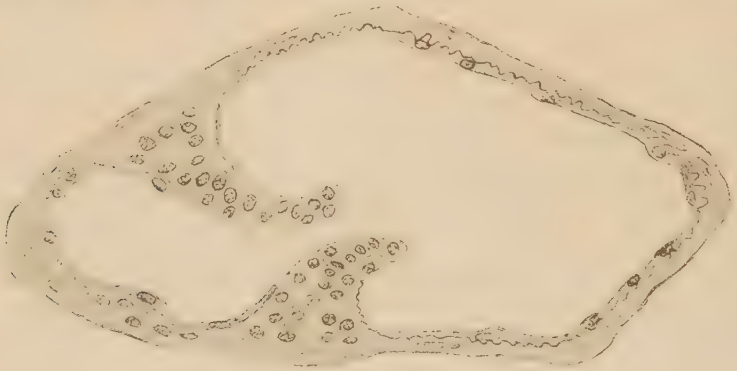

Fig. 7. Arterienklappe von *Anomalops*.

eine feine Grenzschicht in flachem Bogen längs der verdickten Stelle, die modifizierte Zellpartie auch von der übrigen Media abgrenzend, deren Faserzüge, ebenfalls verschmälert, sie außen umgreifen.

Diese seltsame Vorrichtung besteht ausnahmslos an sämtlichen Arterienverzweigungen bei beiden Arten, vom Hauptstamm bis zu den feinen Gefäßen, die den Reflektor durchsetzen. Ich muß gestehen, daß ich mir keine recht plausible Vorstellung über den Sinn einer solchen Einrichtung machen kann, die scheinbar darauf hinwirken muß, den Blutstrom in den Arterien zu stauen. Irgend ein schwellbares Gewebe, dem diese Stauung zu Nutzen käme, existiert nicht. Vielleicht handelt es sich um eine Blutabsperrung der Leuchtkörper im Sinne einer Sparvorrichtung bei der Bildung des Leuchtsekrets, nach Art eines Gashahns, der die Zufuhr von Brennstoff zu regulieren erlaubt?

Nach Abschluß der vorliegenden Untersuchung werde ich durch ein Referat im Zoologischen Zentralblatt darauf aufmerksam, daß derartige Arterienklappen auch sonst bei Fischen beobachtet sind, allerdings nur an anderen Körperstellen. Ich werde bei der ausführlicheren

Arbeit, die in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie erscheinen soll, eingehender darauf zurückkommen.

VI. Nerven.

Das Leuchtorgan beider Formen wird von einem ziemlich starken Nerven versorgt. Er entstammt dem Trigemino-Fascialiskomplex und verläuft in der Bahn des Ramus maxillaris superior des Trigeminus. Er tritt in die Orbita ein, verläuft an ihrem Grunde, oberhalb der Grube des Leuchtorgans zusammen mit der Leuchtarterie, wendet sich wie diese am inneren Augenwinkel nach abwärts und zurück und tritt von vorn am oralen Ende in das Leuchtorgan ein. Diese Verlaufsrichtung dicht unterhalb des Auges entspricht durchaus der, die wir sonst vom Ramus maxillaris superior gewohnt sind und bestimmt mich vor allem zu der Annahme, daß die Leuchtgrube erst sekundär mit der Augenhöhle in Verbindung getreten ist, da der Nerv sonst an ihrem unteren Rande verlaufen müßte. Die gröberen Verzweigungen innerhalb des Leuchtorgans zeigen bei beiden Formen ähnliche Unterschiede wie die der Arterien. Bei *Anomalops* zieht nur ein Längsstamm am unteren Rande des Organs entlang, teils zwischen Arterie und Vene, teils am weitesten außen gelagert. Von ihm aus gehen Äste ab, die, den Venen folgend, auf die Vorderfläche des Organs gelangen. Bei *Photoblepharon* verläuft der Hauptnerv ebenfalls zwischen Arterie und Vene, dicht der Knorpelspange angelagert. Er gibt aber sehr früh eine Anzahl starker Stämme ab, die schräg gegen das caudale Ende des Organs verlaufen, so daß im ganzen eine besenreiserartige Auffaserung eintritt. Die Endzweige gelangen ebenfalls auf die Oberfläche des Organs und liegen hier in der Nachbarschaft der Venen.

Über die feinste Verzweigung und Endigung der Nerven vermag ich keine Auskunft zu geben. Die Konservierung war nicht ausreichend, um trotz verschiedener Färbemethoden die einzelnen Fibrillen scharf zu differenzieren. Es ist wohl anzunehmen, daß sie mit den Bindegewebszügen in das Innere des Leuchtkörpers eindringen und an die Leuchtzellen herantreten in der Weise, wie wir es sonst von drüsigen Organen kennen.

Einige Bemerkungen über die sonstige Organisation unsrer Fische sollen der ausführlicheren Arbeit vorbehalten sein, hier möchte ich nur bemerken, daß ich nirgends Anhaltspunkte gefunden habe, die auf eine Abstammung unsrer Formen aus der Tiefsee schließen ließen.

Fassen wir die hier gegebenen morphologischen Daten noch einmal kurz zusammen, so hätten wir in den beiden Formen *Anomalops* und

Photoblepharon nahverwandte aber doch scharf unterschiedene Vertreter der Familie der Carangiden, die sich von ihren Verwandten hauptsächlich unterscheiden durch die schwarzbraune Farbe und den Besitz eines Leuchtorgans, beides Eigenschaften, die sonst für Tiefseefische charakteristisch sind. Trotzdem handelt es sich um Oberflächenformen, was morphologisch daraus folgt, daß sie weder am Gehirn, noch am Auge, noch am Skelett Anpassungen zeigen, wie wir sie bei Tiefseefischen zu finden gewohnt sind, ökologisch daran, daß sie sich das ganze Jahr gleichmäßig in dem flachen Wasser des Kraterbeckens von Banda aufhalten sollen. Das Leuchtorgan erreicht bei *Photoblepharon* $^1/_8$, bei *Anomalops* $^1/_{10}$ der Körperlänge. Es liegt unter dem Auge, in einer mit der Orbita vereinigten tiefen Grube, nur am oralen Ende durch einen Knorpelstab befestigt. Bei beiden Formen kann es abgeblendet werden; bei *Photoblepharon* durch Hochziehen einer Lidfalte, bei *Anomalops* durch Einklappen der leuchtenden Fläche gegen die mit schwarzem Pigment ausgekleidete Wand der Grube. Das bei beiden Formen durch verschiedene Entwicklung des Stützgewebes etwas abweichend geformte Organ hat eine im allgemeinen muldenförmige Gestalt. Seine wesentlichsten Bestandteile sind der Leuchtkörper, der Reflektor und der Pigmentmantel.

Der Leuchtkörper besteht aus einer Anzahl von Einzeldrüsen, jede von diesen aus einer Zahl von parallelen Schläuchen, einem Sammelbecken und einem kurzen engen Ausführungsgang. Im Drüsenlumen befindet sich ein feinkörniges Sekret, das gebildet wird von den wandständigen Drüsenepithelien. Diese Drüsenzellen bilden das Sekret in einer Vacuole, die sich in dem, dem Lumen zugewendeten Zellteile entwickelt und durch Platzen entleert wird. Bei der Bereitung des Sekrets werden die Zellen verbraucht und vom Grunde der Drüsenschläuche aus ersetzt. Der Leuchtkörper liegt eingesenkt in die Cutis, die seine Oberfläche mit einer starken, nur von den Ausführungsporen durchbrochenen Schicht überdeckt.

Der Reflektor umkleidet den Leuchtkörper rings mit einer annähernd gleich starken Schicht. Er besteht aus eigenartigen, sehr flachen, an Länge und Breite annähernd gleichen Zellen bindegewebigen Ursprungs, deren reflektorische Kraft auf einer Einlagerung von Guaninkörnchen beruht. Dem Reflektor zugehörige Zellen dringen auch zwischen die basalen Abschnitte der Drüsenschläuche ein.

Das Pigment liegt hauptsächlich im Bindegewebe, wo es dicht unter dem Epithel eine zusammenhängende Mantelschicht bildet. Außerdem dringt es aber auch in das hinter dem Reflektor liegende

Bindegewebe, umscheidet dort vor allem die Gefäße und den Knorpel. Auch das Epithel enthält Pigment.

Als Stütze für das Organ dienen Knorpelspangen, die bei *Anomalops* aus hyalinem Knorpel bestehen und sich auf das orale Ende des Organs beschränken, bei *Photoblepharon* bis zum caudalen Ende durchlaufen und sich aus Faserknorpel aufbauen.

Eine Arterie tritt in das Bindegewebe hinter dem Reflektor und löst sich in Capillaren auf, die den Leuchtkörper durchziehen. Aus ihnen sammeln sich Venenstämme, die quer über die Vorderfläche hinziehen und sich dann wieder zu einem Längsstamm vereinigen, der am oralen Ende das Organ verläßt. Die Arterien sind mit eigenartigen Klappen ausgerüstet.

Ein starker Trigeminusast tritt mit den Gefäßen zusammen in das Organ ein, verzweigt sich und gelangt in der Nachbarschaft der Venen auf die Oberfläche. Seine Endverzweigungen sind nicht nachweisbar.

Versuchen wir nun auf Grund dieser Befunde die vorliegenden Leuchtorgane mit den entsprechenden Bildungen zu vergleichen, die wir bei Tiefseefischen finden. Die Vergleichsmöglichkeit wird sehr erleichtert durch die Zusammenstellung, die Brauer 1904 von seinen Befunden am Material der deutschen Tiefsee-Expedition gegeben hat. Es ergibt sich daraus zunächst, daß alle von ihm untersuchten Organe drüsenartigen Charakter haben. Was anderweit darüber publiziert worden ist, steht damit im Einklang, so daß wir wohl annehmen dürfen, daß alle Leuchtorgane der Fische als wichtigsten Bestandteil Drüsenzellen enthalten. Im Widerspruch zu dieser Auffassung stehen nur die von von Lendenfeld beschriebenen »Radiating discs« einer Anzahl von Tiefseeformen. Es ist aber durchaus noch nicht erwiesen, daß diese Organe Licht aussenden; nach ihrer Struktur und nach ihrer Beziehung zu den Kanälen des Seitenliniensystems halte ich dies sogar für unwahrscheinlich und möchte sie eher als eigenartige Sinnesorgane ansprechen.

Die von ihm untersuchten Leuchtorgane bringt Brauer in vier Gruppen, nach ihrem anatomischen und histologischen Bau, nämlich:

1. die Tentakelorgane der Ceratiiden und Onchocephaliden;

2. die geschlossenen Drüsenmassen auf der Barbel und an verschiedenen Stellen des Rumpfes bei Stomiatiden;

3. die ventral vom Auge gelegenen Organe bei Stomiatiden;

4. die übrigen an Kopf und Rumpf oft in großer Zahl vorhandenen, für pelagische Formen charakteristischen Organe.

Mir scheint nun, daß sich diese Organe wieder in zwei große Gruppen

vereinigen lassen, von denen die erste den Typus 1—3 Brauers zusammenfaßt, die zweite seine Organe vom 4. Typus enthält. Diese Einteilung stützt sich auf die Beschaffenheit des Drüsenkörpers.

Ich zitiere zunächst, wie Brauer seine einzelnen Gruppen charakterisiert:

1. »Die erste Gruppe umfaßt die ‚Tentakelorgane' der Ceratiiden und Onchocephaliden. . . . Bei den Ceratiiden stellt das Organ einen kugeligen Sack dar, dessen Wände von Drüsenzellen ausgekleidet sind und in dessen Innerem eine weite Höhle ist, die sich an der ventralen Seite zunächst in eine Vorhöhle und dann nach außen öffnet. Das Lumen der centralen Höhle ist mit feinkörnigem Sekret dicht erfüllt, das durch Ablösen und Zerfall der Drüsenzellen frei wird. Umgeben ist der Drüsensack von einer dünnen Hülle, einem Reflektor und einem Pigmentmantel. Blutgefäße und Nerven dringen reichlich in das Organ ein, Muskeln konnten dagegen nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Auch das Organ der Onchocephaliden ist eine Drüse, entweder, z. B. bei Chaunax, sind es viele einzelne Drüsenschläuche, welche getrennt ausmünden, oder es ist eine große viel gewundene oder mehrere zu einer vereinigten Drüse, wie bei *Halicmetus*, mit nur einer Öffnung an der ventralen Seite. Reflektor, Pigmentmantel, Zerfall von Zellen und Ersatz derselben fehlen hier.«

2. »Im Gegensatz zu diesen Tentakelorganen sind die Organe, welche die zweite Gruppe bilden, geschlossene Drüsenmassen. . . Es sind sehr verschieden gestaltete und verschieden große Massen, deren Drüsenzellen cylinderförmig sind. . . Die Drüsenzellen, welche oft außerordentlich schmal und hoch sind, bilden häufig eine regelmäßige Wandschicht oder gewundene Stränge; nirgends aber ist ein Lumen vorhanden, sondern auch dort, wo ein centraler drüsenfreier Raum sich findet, ist er von Bindegewebe und Blutgefäßen ausgefüllt, auch Nervenfasern dringen sehr zahlreich ein. Ein Reflektor fehlt, außer der opercularen Masse von Bathylychnus, ebenso fehlt eine besondere Pigmenthülle, nur in der Barbel liegt dem Organ auf der dorsalen Seite eine stärkere Pigmentanhäufung an.«

3. »In eine dritte Gruppe reihe ich Organe ein, welche ventral, meist etwas caudal vom Auge gelegen sind. . . Ihr Reflektor glänzt im Leben violett, rot oder grün. Außer dem großen dem Auge anliegenden Organ von *Malacosteus* haben alle denselben Bau. Es sind kugelige oder ellipsoidische große Drüsensäcke. Bei jungen Tieren findet sich zuweilen noch ein centrales Lumen, später aber wird dieses durch

Faltenbildung der Wandschicht, welche aus Drüsenzellen besteht, ausgefüllt. Ein Ausführungsgang fehlt. Bindegewebe, das den Drüsensack umhüllt, Blutgefäße und Nerven dringen auch hier zwischen die Falten reichlich ein. Umgeben ist der Sack von einem Reflektor und einer Pigmenthülle, die auf der der Epidermis zugekehrten Seite unterbrochen ist. Die Organe liegen in der Cutis in mehr oder weniger großem Abstand von der Epidermis, die vorliegenden Schichten sind aber durchsichtig. Bei den meisten tritt dadurch eine höhere Differenzierung ein, daß Muskeln sich am ventralen Rande inserieren, welche das Organ ventrad abdrehen können.«

4. »... Was diese Organe trotz ihrer Mannigfaltigkeit zu einer einheitlichen Gruppe zusammenfassen läßt, sind einige wichtige, gemeinsame Charaktere. Alle liegen in der Cutis, wo Schuppen vorhanden sind, unter diesen, alle haben einen Pigmentmantel und bei allen enthält der von einer dünnen Kapsel umschlossene Binnenkörper eine bestimmte Art von Drüsenzellen. Diese sind stets mit körnigem Sekret dicht erfüllt und in einer basalen, körnerfreien Zone liegt der Kern. ... Ebenso wie die Form wechselt die Anordnung: in der Regel liegen sie radiär, bei einigen um einen centralen Raum, welcher von Zellen der Kapsel, welche zwischen die Drüsenzellen centrad eindringen, erfüllt ist, bei anderen sind sie in Gruppen und Strängen angeordnet und bilden eine dichte unregelmäßige Masse und bei den Gonostomiden bilden sie das Epithel von Schläuchen, welche radiär um einen meist excentrisch gelegenen Sinus angeordnet sind, welcher durch einen Kanal nach außen mündet, oder wie es bei Cyclothone der Fall zu sein scheint, blind endet.

Diese Drüsenzellen können allein den ganzen Innenkörper zusammensetzen, wie bei den kleinsten Organen der Stomiatiden und bei *Gonostoma elongatum* oder aber es ist eine weitere Differenzierung eingetreten« ... (nämlich zu Linsenzellen). »Außer den bisher genannten Teilen können ferner noch vorhanden sein: eine Schicht gallertigen Gewebes, welche dem Innenkörper außen vorgelagert ist und Reflektoren. ... Was endlich Blutgefäße und Nerven betrifft, so finden sie sich im Gegensatze zu den Organen der ersten drei Gruppen nur spärlich. Während alle bisher genannten Organe in der Cutis liegen, finden sich bei den Stomiatiden noch kleine Organe in großer Zahl in der Epidermis. ... Es sind kleine, kugelige Körper oder platte Scheiben, sie sind von einer Hülle umschlossen, haben aber kein Pigment und keinen Reflektor. Sie bestehen aus mehreren meist schwer abgrenzbaren Zellen, welche mit groben, stark lichtbrechenden Sekretkörnern, die zu Schnüren aufgereiht erscheinen, dicht erfüllt sind.«

Noch klarer als aus der Beschreibung, die ja notgedrungen immer wieder mit denselben Worten für die homologen Gebilde der verschiedenen Organe arbeiten muß, werden die Unterschiede der einzelnen Gruppen aus den beigegebenen Zeichnungen Brauers.

Die gemeinsamen Charakteristica der drei ersten Gruppen gegenüber der vierten liegen nun meines Erachtens im folgenden. Erstens und hauptsächlich im Bau des Drüsenkörpers. Es scheint mir nämlich, daß sich alle drei Gruppen ableiten lassen von dem Typus der gewöhnlichen acinösen Drüse, bestehend aus Drüsenschläuchen mit wandständigen Epithelien, einem mit Sekret gefüllten Hohlraum und einem Ausführungsgange. Das Tentakelorgan der Ceratiiden entspricht diesem Typus ohne weiteres. Bei den Onchocephaliden, von deren Organ sich bei Brauer leider keine Abbildung findet, handelt es sich nach dem Text ebenfalls um offene Drüsen, wobei noch besonders interessant ist, daß bei *Chaunax* viele einzelne Drüsenschläuche vorhanden sein sollen, die getrennt ausmünden können, die einzige Analogie zu den Befunden an *Anomalops* und *Photoblepharon*, die mir bekannt ist. Ich bedaure sehr, daß ich die Organe nicht zu Gesicht bekommen habe; die Angabe Brauers, »Reflektor, Pigmentmantel, Zerfall von Zellen und Ersatz derselben fehlen hier«, weisen ihnen eine ganz besondere Stellung an, ja lassen es mir einigermaßen zweifelhaft erscheinen, ob wir es hier überhaupt mit Leuchtorganen zu tun haben. Das Bild, das von Lendenfeld von dem Organ von *Malthopsis spinulosa* gibt, hat wenigstens mit dem sonstigen Habitus der Leuchtorgane wenig gemein.

Mit den Organen der zweiten Gruppe kommen wir zu geschlossenen Drüsen. Leider ist man bei ihnen auch nur auf den Text angewiesen, aus dem sich über die spezielle Form und Anordnung der Zellen nicht allzuviel entnehmen läßt. Wollen wir sie auf den offenen Typus zurückführen, so wäre anzunehmen, daß nach Schluß des Ausführganges der Sekretraum der Drüse von Bindegewebe ausgefüllt oder ganz obliteriert sei, wodurch das Bild zustande käme, das Brauer schildert. Seine Angabe, daß »die Drüsenzellen häufig eine regelmäßige Wandschicht oder gewundene Stränge bilden, nirgends aber sich ein Lumen findet«, verträgt sich mit dieser Annahme sehr gut und läßt schließen, daß auch Brauer eine ähnliche Auffassung über ihre phylogenetische Entwicklung hat.

Auf festerem Boden stehen wir dagegen wieder bei der Ableitung der suborbitalen Organe von offenen Drüsen. Ihr Bau läßt sich am besten verstehen, wenn man annimmt, daß nach Obliterierung des Ausführungsganges auch die Drüsenschläuche ihre regelmäßige Form

verloren und sich zu Knäueln aufgewunden haben. Als letztes Stadium ist der Zustand anzusehen, bei dem diese Knäuel durch zwischenwucherndes Bindegewebe zertrennt und die Drüsenschläuche in einzelne geschlossene Zellhaufen zerlegt worden sind.

Diese Ableitung der geschlossenen Drüsen von offenen in der eben geschilderten Weise liegt so nahe, daß sie fast selbstverständlich in den meisten phylogenetischen Spekulationen wiederkehrt. Sie wird dann aber für alle Leuchtorgane angenommen (mit Ausnahme der rein epithelialen), eine Auffassung, die ich nicht teilen kann.

Außer dieser Verwandtschaft im Bau des Leuchtkörpers haben die drei ersten Gruppen Brauers aber noch mehrere Punkte gemeinsam. Einmal einen großen Reichtum an Gefäßen und Nerven. Bei jeder der drei Gruppen wird in der Charakteristik diese Eigenschaft von Brauer besonders betont. Sie stimmt sehr gut mit der Annahme überein, daß es sich von Anfang an um größere Drüsenkörper handelt, denn bei diesen spielt Blut und Nervenversorgung stets eine sehr große Rolle. Ferner zeichnen sie sich aus durch Einfachheit der accessorischen Gebilde. Wir finden nur einen Reflektor, entstanden aus der Tunica propria des Drüsenkörpers und eine Pigmenthülle, keine Linse oder Gallertgewebe. Die Organe liegen sämtlich in der Cutis, deren vor dem Leuchtkörper hinziehende Partien durchsichtig geworden sind. Mit Ausnahme einiger Organe der zweiten Gruppe, die am Rumpf oder auf den Kiemendeckeln liegen, finden sich alle hierher gehörenden Organe in der Umgebung des Auges oder auf tentakelartigen Fortsätzen, die so getragen werden, daß der vom Leuchtorgan ausgehende Lichtkegel in das Blickfeld des Tieres fällt. Ein nicht unwichtiger Punkt, der in Brauers Zusammenstellung nicht hervorgehoben wurde, sich aber bei Durchsicht der Tafeln des systematischen Teiles von Brauers Bearbeitung des Valdiviamaterials ergibt, ist die relative Größe der Organe. Die bisher besprochenen Organe sind denen der vierten Gruppe durchschnittlich an Größe bedeutend überlegen, dafür an Zahl wesentlich geringer. Auch diese Tatsache läßt sich leicht verstehen, wenn wir für diese Organe eine Entstehung aus acinösen Drüsen annehmen, die doch immerhin von vornherein einen größeren Raum einnehmen, als einfache innerhalb des Epithels gelegene Zelldifferenzierungen, die ich als Ausgangspunkt der vierten Gruppe anspreche.

Um Mißverständnisse auszuschließen, darf ich wohl den Unterschied, der meiner Ansicht nach zwischen den beiden großen Gruppen besteht, noch einmal etwas ausführlicher präzisieren. Auch im zweiten Falle handelt es sich um Drüsenzellen, da, wie oben festgestellt, alle

Leuchtorgane der Fische als charakteristische Bestandteile Drüsenzellen aufweisen. Umgekehrt ist jede Drüse im letzten Sinne eine Differenzierung des Epithels. Insofern entspringen also beide Organreihen einer gemeinsamen Wurzel. Der Unterschied aber ist folgender: In der ersten Gruppe bildete sich zunächst die typische acinöse Drüsengestalt aus, also ein umfangreiches, in die Cutis eingesenktes Gebilde mit regelmäßig wandständigen Drüsenzellen, einem Hohlraum und Ausführungsgang. Sekundär erst wurde dieser Bau durch spezielle Anpassung an die Leuchtfunktion gestört, schließlich bis zur Unkenntlichkeit verwischt. In der zweiten Gruppe dagegen traten im Niveau des Epithels einzelne Drüsenzellen auf, die sich der speziellen Funktion des Leuchtens anpaßten. Sie legten sich später zu einem geschlossenen Leuchtkörper zusammen, ohne daß in dieser Entwicklungsreihe als Zwischenstadium der typische Drüsenbau aufgetreten wäre. Dagegen ist es möglich, daß aus diesem geschlossenen Drüsenkörper sich sekundär eine offene Drüse entwickelt, falls die Fortführung des Sekretes nützlich wird. Auf diese Weise sind vielleicht die offenen Organe der Gonostomiden entstanden.

Diese hier vorgetragene Auffassung stützt sich außer auf das, was sich der Zusammenstellung bei Brauer entnehmen läßt, vor allem auf die Resultate zweier Arbeiten, die den Bau relativ einfacher Organe behandeln. Es sind die Untersuchungen von Johann »über eigentümliche epitheliale Gebilde bei *Spinax niger*« und die Arbeit von Greene: »The Phosphorescent organs in the Toadfish, *Porichthys notatus* Girard«. Sehr primitiv gebaut sind die Organe, die Johann beschreibt. Es handelt sich bei dem von ihm untersuchten pelagischen Selachier um Epithelverdickungen, die in sehr großer Anzahl aber regelmäßiger Anordnung über den Körper verteilt sind. Unter jedem Organ ist die Cutis zurückgedrängt, so daß eine mit Epithel ausgekleidete Grube entsteht, in der eine Anzahl charakteristisch umgeformter Epithelzellen liegen, vom Autor als Leuchtzellen bezeichnet. Sie werden gebildet von einem über ihnen liegenden Keimlager, das nach der anderen Seite große Zellen, mit homogenem Inhalt erfüllt, abscheidet, die als Linsenzellen gedeutet werden. Das ganze Gebilde wird von einem Pigmentmantel umhüllt, der nur nach der Oberfläche des Epithels geöffnet bleibt. Interessant ist, daß wir schon bei diesen primitiven Organen eine verschiedene Orientierung der Hauptebene zur Körperoberfläche finden, je nach der Lage der Organe am Rumpf, eine Erscheinung, die häufig bei den hochdifferenzierten Organen, z. B. der Stomiatiden und Sternoptychiden, wiederkehrt. Wir haben also hier schon in der Art der

Orientierung der Bestandteile eine merkwürdige Übereinstimmung mit den höchst entwickelten Vertretern der Gruppe. In der Versorgung mit Blut und Nerven unterscheiden sich diese Organe nicht von den umgebenden Hautpartien.

Noch einfacher zusammengesetzt als diese von Johann beschriebenen Gebilde sind die epidermoidalen Organe der Stomiatiden, von denen Brauer zusammenfassend sagt: »Es sind kleine kugelige Körper oder platte Scheiben, sie sind von einer Hülle umschlossen, haben aber kein Pigment und keinen Reflektor. Sie bestehen aus mehreren meist schwer abgrenzbaren Zellen, welche mit groben, stark lichtbrechenden Sekretkörnern, die zu Schnüren aufgereiht erscheinen, dicht erfüllt sind.« Hier fehlt also außer dem Pigment auch noch eine Differenzierung unter den drüsigen Zellen.

Wie die Entwicklung weiter gegangen ist, lehren die Befunde an *Porichthys notatus*. Der Hauptfortschritt besteht darin, daß sich das Organ von der Epidermis gelöst hat und in die Tiefe verlagert ist. Wie sich dieser Prozeß abgespielt hat, zeigt die Ontogenese noch ganz deutlich. Ferner ist die Differenzierung der Organteile weiter vorgeschritten. Auf eine sehr mächtig entwickelte, aus einem Haufen polyedrischer Zellen bestehende Linse folgt der im Schnitt sichelförmige Drüsenkörper, umgeben von einem Reflektor und außen von einer Pigmenthülle. Der Reflektor scheint nach der Schilderung des Autors Guaninkristalle zu enthalten. Die Orientierung der Organe ist wieder wechselnd je nach ihrer Lage. Eine spezielle Nervenversorgung fehlt, dagegen dringen Blutgefäße, den Reflektor durchsetzend, reichlich zwischen die Drüsenzellen ein.

Von hier aus bis zu den höchst komplizierten Organen finden wir alle Übergänge. Der hauptsächlichste Unterschied besteht in einer typischeren Gestaltung der Drüsenzellen. Brauer gibt für sie als charakteristisch an den scharfen Unterschied eines basalen chromophilen Bezirks von dem distalen mit Secretkörnern angefüllten. Auch das Gallertgewebe stellt eine Neuerwerbung dar, ebenso eine weitgehende Differenzierung innerhalb der Linsenzellen in eine centrale und laterale Partie.

Den histologischen Unterschieden schließen sich vor allem solche in der Blut- und Nervenversorgung an. Speziell von den Nerven wird stets erwähnt, daß ein specifischer Leuchtnerv nicht existiere, höchstens vorüberziehende Hautnerven Äste an die Organe abgäben. Die Blutversorgung schwankt, wird aber meist als nicht erheblich dargestellt. Ferner sind die hier zusammengefaßten Organe durchweg

kleiner als die der ersten Gruppe, dafür aber viel zahlreicher, an Kopf und Rumpf in Reihen angeordnet. Daß auch Unterschiede in der Funktion bestehen, wird im physiologischen Teil ausführlicher zu erörtern sein.

Bei den hier betrachteten Organen habe ich die Gruppe der Myctophiden ganz außer Betracht gelassen. Sie nehmen durch den Bau ihrer Drüsenzellen zweifellos eine Sonderstellung ein, Zahl und Anordnung der Organe läßt sie der zweiten Gruppe verwandt erscheinen.

Daß nach dem Besprochenen die beiden hier geschilderten Leuchtorgane in die erste Gruppe gehören, ist wohl ohne weiteres klar. Immerhin nehmen sie auch unter diesen eine Sonderstellung ein. Sie stehen einzig da, schon durch ihre Größe. Ein Organ von $^1/_8$ der Körperlänge ist auch nicht annähernd von einem andern Fische beschrieben. Am nächsten stehen ihm noch die gleichfalls unter dem Auge gelegenen Organe der Stromiatiden, z. B. von *Malacosteus* und die großen Opercularorgane von *Bathylychnus*. Ob eines von diesen Organen aber selbst absolut genommen sie an Größe übertrifft, bezweifle ich. Ganz isoliert stehen die Organe ferner durch ihre eigenartige Befestigung und Beweglichkeit. Alle übrigen Organe liegen in Gruben der Cutis, ohne daß diese Partien gegen die sonstige Körperoberfläche abgesetzt wären. Wo eine Beweglichkeit erzielt wird, ist das Leuchtorgan innerhalb der Haut drehbar. Dies dient dann offenbar ganz denselben Zwecken wie bei unseren Organen und wird in ähnlicher Weise durch Muskelzug erreicht. Ein Muskel tritt schräg von innen oben an den ventralen Rand des Leuchtorgans, sein Zug muß demnach den unteren Rand nach innen drehen, also die Leuchtfläche abblenden. Die Rückkehr in die alte Lage erfolgt nicht durch Muskelwirkung, wenigstens zeichnet Brauer, der diese Einrichtung von Stomiatiden beschreibt, keinen Antagonisten, sondern wohl durch Elastizität. Einen solchen elastischen Gegendruck bewirkt in unsrem Falle vielleicht die seltsame sichelförmige Falte, die bei *Anomalops* hinter dem Organ von der Rückwand der Grube sich erhebt. Wir sehen also, daß der gleiche Zweck bei den Stomiatiden in analoger Weise erreicht wird, der Bau des Bewegungsapparates aber ein total verschiedener ist. Vollends isoliert steht unter den Leuchtorganen die Abblendung durch Faltenbildung in der Art eines Augenlides. Ich wüßte auch keine annähernd ähnliche Bildung anzuführen. Diese Lidbildung erscheint um so auffälliger, da sich auch Augenlieder sonst bei Fischen nicht finden. Eine analoge Bildung stellt aber vielleicht dar, was Volz über ein unteres Augenlid bei *Periophthalmus* berichtet. Diese Strandfische vermögen auch in

der Luft gut zu sehen und haben zu diesem Zweck ein vor allem in seinem Bewegungsapparat sehr modifiziertes Auge. In Verbindung damit hat sich nun auch ein unteres Augenlid gebildet, das, wie der Autor schreibt, den Eindruck einer Membrana nictitans macht.

Die theoretisch interessanteste Abweichung liegt aber in der Gestaltung des Drüsenkörpers selbst. Wir haben ein Organ, das aus einer Summe von Einzeldrüsen mit getrennten Ausführungsgängen besteht, die jedoch einen gemeinsamen Körper bilden und von einem Reflektor umschlossen werden. Unter den ausführlicher beschriebenen Organen findet sich auch zu dieser Anordnung kein Analogon. Die einzigen Organe, die überhaupt aus mehreren Drüsen bestehen, sind die Tentakelorgane der Onchocephaliden. »Entweder sind es viele einzelne Drüsenkörper, welche getrennt ausmünden, oder es ist eine große vielgewundene oder mehrere zu einer vereinigte Drüse mit nur einer Öffnung an der ventralen Seite. Reflektor, Pigmentmantel, Zerfall von Zellen und Ersatz derselben fehlen hier.« (Brauer.) Daß es sich hier nicht um sehr nahe verwandte Formen handeln kann, geht vor allem aus dem letzten Satze hervor. Ich vermute, daß man es hier mit ähnlichen Bildungen zu tun haben wird, wie sie von Lendenfeld bei *Malthopsis* beschrieben hat. Sie weichen nach Abbildung und Beschreibung so weit von den übrigen Organen ab, daß es mir zweifelhaft ist, ob ihnen überhaupt eine Leuchtfunktion zugeschrieben werden kann.

In unserem Falle handelt es sich dagegen um Bildungen, die mit den suborbitalen Organen der Stomiatiden sicherlich eine große Ähnlichkeit haben. Die Zusammensetzung ist die gleiche: Drüsenkörper, Reflektor, Pigmentmantel; Blut und Nerven dringen in beide scheinbar in ähnlicher Weise ein, ja selbst die Abblendungsvorrichtung findet sich bei den Stomiatiden wieder, wie oben gezeigt. Es handelt sich also bei beiden möglicherweise um homologe Bildungen, die nur in verschiedener Richtung differenziert sind. Vielleicht ist man unter dieser Voraussetzung berechtigt, aus den offenen Organen unsrer Carangiden Rückschlüsse auf die Entstehung der geschlossenen Drüsen bei den Stomiatiden zu ziehen. Das würde bedeuten, daß wir auch für deren Phylogenese ein Stadium anzunehmen hätten, in dem sie sich aus einer Gruppe von einzelnen offenen Drüsen aufbauten. Der Knäuel von Drüsenschläuchen, den die Organe jetzt zeigen, läßt sich sehr gut erklären von der Annahme aus, daß diese ursprünglich offenen Drüsen sich geschlossen haben und die einzelnen Schläuche sich möglichst eng zusammendrängten und umeinander aufwanden. Brauer leitet nach den Bildern, die ihm jugendliche Organe geboten haben, sie offenbar

von einer einzigen Drüse mit großem centralen Lumen ab, deren Wand durch Einfaltung die unregelmäßigen Drüsenräume gebildet hat. Bei dieser Ableitung würden wir also in der Ähnlichkeit der beiden Organtypen eine Konvergenz zu sehen haben — nichts auffallendes, denn bei dem Auftreten ähnlich gebauter Leuchtorgantypen in ganz verschiedenen Gruppen der Fische spielt die Konvergenz sicher eine sehr große Rolle. Dies Auftreten so hoch spezialisierter, nach demselben Plane gebauter Organe zerstreut über den Stamm der Fische ist recht auffällig; umsomehr, da wir gar nicht recht wissen, von welchen andern Bildungen wir die Leuchtorgane ableiten sollen. Handelte es sich um Landwirbeltiere, so ständen uns in der Haut Drüsengebilde genug zu Gebote, die durch Funktionswechsel zu Leuchtdrüsen hätten umgestaltet werden können. Speziell bei den suborbitalen Organen böte sich eine Homologisierung mit den Meibohmschen Drüsen fast von selbst dar; ganz speziell bei den Organen, die wie die unsrer Carangiden, aus Einzeldrüsen aufgebaut sind. Leider kennen wir bei Fischen sonst derartige alveoläre Hautdrüsen gar nicht. Einzellige Schleimdrüsen ist das einzige was dort vorkommt. Von ihnen hat man denn auch meist die Leuchtorgane abzuleiten gesucht. Aber zwischen den einfachen Schleimzellen und der tief in die Cutis verlagerten Leuchtdrüse klafft ein Spalt, über den einstweilen keine Brücke führt. Zudem gibt das Secret der Leuchtdrüsen mikrochemisch durchaus keine einfache Schleimreaktion. Einer Anregung Maurers folgend, hat Gatti versucht, die Leuchtorgane von den Perlorganen abzuleiten und mit den Sinnesknospen in Beziehung zu bringen. Zwingend scheinen mir die Schlüsse seiner merkwürdig wenig beachteten Arbeit nicht.

Zu meinem größten Bedauern ist es mir nicht gelungen, von meinen Leuchtfischen embryonales Material oder auch nur junge Tiere zu erhalten. Sie hätten möglicherweise einen Einblick in die Entstehung der Organe gewährt, da hier ja auch im ausgebildeten Zustande noch offene Drüsen vorhanden sind, also das Organ in dieser Richtung einen ursprünglichen Charakter zeigt. Erwähnen möchte ich, daß sich auf der ganzen Rückseite der Organe, bei *Photoblepharon* auch auf der Lidfalte, im Epithel zahlreiche Drüsenzellen finden vom Habitus der gewöhnlichen Schleimzellen. Vielleicht ist die Ansammlung dieser Zellen in der Umgebung des Leuchtorgans ein Hinweis darauf, daß sie mit seiner Entwicklung im Zusammenhang stehen; jetzt haben sie jedenfalls den Zweck, für die Bewegungen der Organe durch ihr Secret eine möglichst günstige Gleitfläche zu schaffen.

Mit der eigenartigen Befestigung und Gestaltung der Organe

stehen noch eine Anzahl Einrichtungen in Verbindung, die kein Analogon unter den bisher bekannten Organen haben. So die Knorpelspangen, die als Stützen dienen, mit ihrer merkwürdigen Befestigung vorn in der Nasengegend. Abweichend von dem Gewohnten ist besonders auch die Verteilung der Blutgefäße in ihrer ganz regelmäßigen Anordnung. Diese sind aber alles Punkte von untergeordneter Bedeutung. Ob der Reflektor sich von den sonst bekannten unterscheidet, wage ich nicht sicher zu behaupten. Es hat sich von den letzten, mit moderner Technik arbeitenden Untersuchern keiner eingehend über ihn ausgesprochen, so daß ich nicht weiß, ob die Gestalt der Zellen, die mir auffallend erscheint, nicht bei vielen Reflektoren wiederkehrt. Im ganzen genommen, ergibt die vergleichende Betrachtung, daß unsre Organe in die Gruppe der im engeren Sinne drüsigen Leuchtorgane gehören. Unter diesen nehmen sie aber eine Sonderstellung ein, charakterisiert einmal durch die eigenartige Befestigung, die ein Abblenden des ganzen Organes in origineller Weise gestattet, andererseits durch den Bau des Drüsenkörpers, der dadurch besonders interessant erscheint, daß er aus einer Anzahl offener Einzeldrüsen besteht. Die meisten Vergleichspunkte mit unsern Organen bieten die suborbitalen Leuchtdrüsen der Stomiatiden.

Physiologischer Teil.

Die Beobachtungen über das Leuchten lebender Fische sind bisher recht spärlich. Der Grund dafür liegt, wie ohne weiteres einzusehen, darin, daß die allermeisten Leuchtfische Bewohner der Tiefsee sind und daher beim Heraufbringen an die Oberfläche so plötzlichen Veränderungen aller Lebensbedingungen ausgesetzt werden, daß sie tot oder sterbend in die Hände der Beobachter gelangen. Bei den großen Tiefsee-Expeditionen hat man hinreichend Erfahrungen in dieser Hinsicht gemacht. Von der Challenger-Expedition wird als besonders wichtige Beobachtung berichtet, daß ein *Scopelus*, als er nachts heraufkam, wie ein leuchtender Stern im Netz gehangen habe; bei der Valdivia-Expedition, wo besonderer Wert auf derartige Untersuchungen gelegt und alle Tiefseetiere in der Dunkelkammer auf ihr Leuchtvermögen untersucht wurden, sind die Resultate ebenfalls sehr spärlich. Nähere Beobachtungen oder gar Experimente sind bei keiner dieser Gelegenheiten gemacht worden, immerhin stellte man fest, daß das Leuchten von den Stellen ausging, die man ihres Baues wegen nach längerer Diskussion für Leuchtorgane zu halten geneigt war. Günther

sagt im Bericht über die Fische der Challenger-Expedition noch des weiteren, daß Reizung keine Wirkung auf die Organe eines *Scopelus* gehabt habe. In jüngster Zeit hat dann Mangold durch einen glücklichen Zufall in Neapel Gelegenheit gehabt, eine Anzahl Exemplare von *Maurolicus Pennantii*, einem Sternoptychiden »lebend und munter« über eine Stunde lang zu beobachten und mit ihnen Experimente anzustellen. Seine Resultate sind von hohem Interesse und müssen hier als wichtigstes Vergleichsmaterial etwas ausführlicher wiedergegeben werden.

1. Spontanes Leuchten trat bei ungereizten Tieren nicht auf.

2. Mechanische Reize: »Mechanische Reizung eines im Wasser stehenden oder schwimmenden Fisches mit Glasstab oder Pinzette gab nur schwaches Aufblitzen, während stärkere Berührung mit der Pinzette, wenn ein Tier auf der Glasplatte lag, zunächst an der Reizstelle helles Aufleuchten verursachte, welches sich auch auf andre Organe verbreitete. Es sei bemerkt, daß das Herauslegen der Fische auf eine Glasplatte an sich kein Leuchten erregt. Am weitesten ausgebreitet und am andauerndsten trat das Leuchten auf, wenn ich ein Tier in die Hand nahm . . . und seitlich etwas quetschte. . . . Dabei konnte ich feststellen, daß sämtliche . . . Organe, auch die am Kopfe, tatsächlich zu leuchten vermögen. . . . Es war bei allen Reizungen stets ein ruhiges, nicht flackerndes Licht, das von den Leuchtorganen ausging.«

3. Elektrische Reize: ». . . Auch wenn ich sie unter Wasser mit den Elektroden eines Tetanisierapparates berührte, worauf stets Flucht erfolgte, war keine Phosphorescenz zu sehen. Legte ich dagegen ein Tier auf eine Glasplatte, um die tetanisierenden Induktionsströme besser zuführen zu können, so hatte die Reizung stets ein Leuchten zur Folge, welches zunächst in den der Reizstelle benachbarten Organen auftrat, um gleich darauf auch in andern zu erscheinen.«

4. Chemische Reize: »Brachte ich einen *Maurolicus* in Süßwasser, so erfolgte lange andauernde Phosphorescenz. Dagegen hatte Aufträufeln von starker Kochsalzlösung auf ein im Wasser befindliches oder auf der Glasplatte liegendes Tier keine sichtbare Wirkung. Selbst bei verdünnter Schwefelsäure . . . blieb eine Wirkung aus. Die gleiche Indifferenz gegen chemische Reize zeigte sich auch gegenüber Giften, von welchen ich Pilokarpin, Kokain und Atropin anwendete. . .«

Das Organ glänzt bei dieser Form in verschiedenen Farben, bedingt durch die Entstehung von Schillerfarben am Reflektor.

Weiter liegen noch Beobachtungen vor über das Leuchten von pelagischen, in tieferen Wasserschichten lebenden Selachiern. Johann,

der die Leuchtorgane von *Spinax niger* studierte, führt in seiner Arbeit die Übersetzung einer Stelle aus Bennetts: Narrative of a whaling Voyage round the globe (London 1840) an, die sich auf das Leuchten von *Squalus* (*Isistius*) *fulgens* bezieht und die ich hier wiedergebe: »Als es dunkel geworden war, wurde der Fisch mit einem Netze gefangen. Er glich einem *Pyrosoma* und gab ein phosphoreszierendes Licht von sich. . . . Der Fisch wurde darauf in ein Aquarium gesetzt und darin bis zu seinem Tode, der drei Stunden nach dem Fang eintrat, beobachtet. . . . Die ganze Unterfläche des Körpers und des Kopfes schickten ein lebhaftes, grünlich phosphoreszierendes Licht aus. . . . Als der Hai tot war, verschwand die Lichterscheinung vollständig vom Hinterleib und nach und nach von den vorderen Teilen.«

Bei *Spinax niger* selbst wurde das Leuchten in Neapel von Beer beobachtet, wie Johann in einem Nachtrag zu seiner Arbeit mitteilt.

»Das Leuchten des Tieres war . . . auf 3 bis 4 Meter sichtbar und ich zweifle nicht, daß es bei einem nicht moribunden Tier intensiver sein kann. Die ganze Bauchseite des Tieres von der Schwanzflosse bis an das Maul erglomm in einem schwachen grünlichen Schein, wie wenn sie schwach mit Phosphor oder einer Leuchtfarbe bestrichen gewesen wäre, doch mit dem Unterschied, daß das Leuchten in kurzen Intervallen verschwand, wieder zum Vorschein kam, beträchtlich intensiver wurde usw. Durch mechanischen Reiz, Streichen mit dem Finger über die Bauchhaut, Kneipen der Bauchhaut, Beklopfen, konnte keine Veränderung des Leuchtens oder Nichtleuchtens hervorgerufen werden, hingegen schien elektrische Reizung (Drähte von der sekundären Spule, Schlittenapparat, Stromstärke, welche direkte Muskelreizung bewirkte) Leuchten auszulösen. Elektrische Reizung des Rückenmarks bewirkte an dem zuletzt moribunden Tiere, das kein Licht mehr von sich gab, kein Aufleuchten.«

Das Leuchten von *Spinax niger* ist übrigens auch von Burkhardt beobachtet worden und zwar in etwas merkwürdiger Weise am Tageslicht. Burkhardt erhielt in Neapel $^1/_2$ Dutzend lebende Exemplare. "I was greatly struck at the time by the splendour of the spectral colours which these fishes exhibited, and of which, so far as I am aware, no mention anywhere in literature seems to have been made. This latter circumstance induced me therefore to prepare a coloured sketch of this phenomenon from these fishes. A later srutiny of this sketch convinced me of the fact that I had been able to observe the phosphorescence of these organs by daylight, so strong was their luminous power."

Besonders wichtig sind nun endlich noch die Beobachtungen von Greene an *Porichthys notatus*. Hier handelt es sich nämlich um einen Oberflächenfisch, wie bei unsern Carangiden. Der Autor hatte Gelegenheit, eine größere Anzahl von Exemplaren in voller Lebenskraft zu untersuchen, die Resultate entsprechen also hier zuverlässig dem normalen Verhalten des Tieres, was man von den vorhin zitierten Beobachtungen nicht sagen kann.

1. Spontanes Leuchten: The fish was observed in the dark when quiet and when violently excited, but, with a single exception, only negative results were obtained. Once a phosphorescent glow of scarcely perceptible intensity was observed when the fish was pressed against the side of the aquarium.

2. und 3. Chemische und mechanische Reize: A live fish put into an aquarium of seewater made alkaline with ammonia water, exhibited a most brilliant glow along the location of the well-developed organs. Not only did the lines of organs shine forth, but the individual organs themselves where distinguishable. The glow appeared after about five minutes, remained prominent for a few minutes, and then for twenty minutes gradually became weeker until it was scarcely perceptible.

4. Elektrische Reize: No result followed relatively weak stimulation of the fish, although such currents produced violent contractions of the muscular system of the body. But when a current strong enough to be quite painful to the hands while handling the electrodes was used, then stimulation of the fish called forth a brilliant glow of light from apparently every well-developed organ in the body. All the lines on the ventral and lateral surfaces of the body glowed with a beautiful light, and continued to do so while the stimulation lasted. . . . I was also able to produce the same effect by galvanic stimulation, rapidly making and breaking the current by hand.

5. Art des Leuchtens: The light in Porichthys was, as near as could be determined by direct observation a white light. When produced by electrical stimulation it did not suddenly reach its maximal intensity, but came in quite gradually and disappeared in the same way, when the stimulation ceased. The light was not a strong one, only strong enough to enable one to quite easily distinguish the apparatus used in the experiment.

Das ist alles was wir von ausführlichen Beobachtungen und Experimenten an Leuchtfischen kennen. Die Resultate stimmen unter sich ziemlich überein. Charakteristisch ist vor allem, daß bei

Maurolicus und bei *Porichthys* sponton kein Leuchten bemerkbar war. Für *Porichthys* bedeutet das, daß das Tier für gewöhnlich ohne Reize überhaupt nicht leuchtet; hier ist auch noch die Beobachtung Greenes zu erwähnen, daß er Leuchten nur bei den männlichen Tieren erzielen konnte, die nach der Laichzeit am Strande die junge Brut hüteten. Im tiefen Wasser gefangene Tiere (zwei Exemplare) waren auf keine Weise zum Leuchten zu bringen. Vielleicht handelt es sich hier also um eine Funktion, die nur bei dem zur Laichzeit allgemein gesteigerten Stoffwechsel zur Entfaltung kommt. Ob *Maurolicus* normal nicht leuchtet, ist weniger sicher, aber sehr wahrscheinlich, da die veränderten Lebensbedingungen beim Heraufkommen an die Meeresoberfläche vermutlich reizend wirken und Leuchten hervorrufen können. Man könnte dies Argument eher im umgekehrten Falle bei *Spinax* und *Squalus* geltend machen und deren Leuchten bei der Beobachtung auf einem ungewohnten Erregungszustand schieben.

Der zweite wichtige Punkt ist die träge Reaktion auf Reize. Chemische wirken am wenigsten; viele starke Reize (Schwefelsäure!) bleiben ganz ohne Einfluß. Auch für mechanische und elektrische Reize liegt die Reizschwelle sehr hoch, besonders ist bei elektrischen interessant, daß Ströme, die zu heftigen Muskelerregungen führten, die Leuchtorgane noch unerregt ließen (*Porichthys*). Die Art der Reaktion, allmähliches Ansteigen der Intensität, nach einem mehr oder weniger kontinuierlichen Maximum langsames Erlöschen, ist ebenfalls allen Untersuchungensobjekten gemeinsam.

Meine Befunde weichen von diesen bisher bekannten Tatsachen vor allem in einem Punkte von größter Wichtigkeit ab: die Organe von *Anomalops* wie von *Photoblepharon* leuchten spontan und zwar mit konstantem Licht. Zuerst fiel mir diese Tatsache schon ohne weiteres auf, als ich die Tiere im Freien beobachtete. Die Schar von *Photoblepharon*, die wir einmal dicht beisammen am Grunde stehen sahen, habe ich etwa eine halbe Stunde lang hintereinander aus unmittelbarer Nähe beobachtet und es hat sich niemals ein plötzliches Verlöschen und Aufblitzen gezeigt. In der Gefangenschaft konnte ich die Tiere mit Muße beobachten; ich habe sie Tag und Nacht unter Kontrolle gehabt und nie bemerkt, daß das Licht erloschen wäre oder auch nur eine nennenswerte Intensitätsschwankung gezeigt hätte. Dieser Punkt ist nicht ganz sicher festzustellen, da, wenn man mit den Tieren am Tage in die Dunkelkammer geht, sich das Auge erst adaptieren muß — wie wichtig die Rolle der Adaptation ist, werden wir später sehen. Ich kann aber sagen, daß ich nach Verdunkeln des

Zimmers stets sofort den Eindruck intensiven Leuchtens hatte. Außerdem war auch am hellen Tage ein starker grünlicher Glanz in den Organen wahrnehmbar, den ich jeder Zeit gleichmäßig gesehen habe. Daß bei *Anomalops* die Verhältnisse etwas komplizierter liegen, wurde schon früher erwähnt. Dieses Tier blendet sein Leuchtorgan in Zwischenräumen ab; bei Beobachtung in der Gefangenschaft ließ sich aber ohne Mühe feststellen, daß dabei eben nur die Lichtquelle verdeckt wurde, das Leuchten selbst aber fortdauert. Wir haben also hier ein Leuchten vor uns, das Tag und Nacht gleichmäßig anhält, so lange der Fisch lebenskräftig ist. Ja, wie aus den oben bemerkten Gewohnheiten der Fischer von Banda hervorgeht, die das herausgeschnittene Organ als Köder benutzen, erhält sich seine Leuchtkraft auch nach der Trennung vom übrigen Körper noch für mehrere Stunden.

Von Reizversuchen ist wenig zu berichten. Von mechanischen habe ich nur Berühren des Tieres, Pressen, in die Handnehmen versucht. Ohne das geringste Resultat. Für chemische Reize war die Auswahl meiner Reagentien sehr gering, da ich auf meine Betäubungs- und Konservierungsmittel angewiesen war. Alkohol, Formol, Sublimat, Chloroform hatten alle insofern das gleiche Resultat, als bei keinem eine Erhöhung der Lichtintensität eintrat. Wandte ich sie in zur Konservierung der Tiere geeigneter Konzentration an, so erlosch das Leuchten verschieden schnell, aber immer in der gleichen Weise, allmählich abnehmend, ohne Aufblitzen und Remissionen.

Beim Konservieren änderte sich deutlich sichtbar die Beschaffenheit des Leuchtkörpers. Während er im Leben des Fisches völlig klar und durchsichtig erschien, nahm er beim Abtöten eine opake Beschaffenheit an. Sie beruht zweifellos auf der Gerinnung des leuchtenden Secretes, das ja im Leben, um seinen Zweck zu erfüllen, außer der Fähigkeit, Licht auszusenden, auch noch die Eigenschaft völliger Durchsichtigkeit haben muß. Bei dieser Gerinnung nahm das Organ scheinbar an Umfang zu, da der Leuchtkörper eben wegen seiner vollkommenen Durchsichtigkeit bei der Betrachtung im Leben gar nicht deutlich abzuschätzen ist. Ich erwähne diese Veränderung deshalb, weil sie von den Beobachtungen Greenes und Mangolds abweicht. Bei ihnen blieb der vordere Teil des Leuchtorgans völlig klar, so daß sie am toten Tiere noch Beobachtungen über die Brechkraft der als Linsen gedeuteten Zellen anstellen konnten. Dies weist auf eine ganz verschiedene Beschaffenheit des Plasmas der beiden Zellarten hin. Der Punkt erscheint mir deshalb wichtig, weil vielfach die Anschauung geäußert worden ist, die Linsenzellen seien Differenzierungen aus

demselben Drüsengewebe, das die Leuchtzellen liefert. Nach meiner Auffassung sind Linsen- und Leuchtzellen von vornherein verschieden und es existieren keine Übergänge zwischen ihnen, wenn sie auch beide aus dem gleichen epidermoidalen Keimlager stammen. (Vgl. das Verhalten bei *Spinax* und *Porichthys*.)

Die Konstanz des Lichtes gestattete mir nun auch Beobachtungen über seine Intensität. Derartige Untersuchungen waren umso interessanter, als Angaben über die Intensität des Leuchtens bei Fischen eigentlich noch gar nicht vorlagen. Die meisten Beobachter beschränken sich auf ganz allgemeine Bemerkungen. Nähere Notizen finden sich bei Greene; nach seiner Angabe ist das Licht von *Porichthys* nicht stark, die Summe des Lichtes aller Organe ist eben ausreichend, um dabei den zur elektrischen Reizung benutzten Apparat bequem zu erkennen.

Bei *Spinax niger* ist das Leuchten nach Beer auf 3—4 Meter zu erkennen, an einem moribunden Tiere.

Für *Maurolicus* macht Mangold überhaupt keine Angaben über die Intensität; sie scheint also recht gering gewesen zu sein.

Über das Leuchtvermögen unsrer Objekte liegen schon von zwei früheren Beobachtern Angaben vor. Vorderman berichtet, daß das Licht konstant ist und stellt seine Farbe und Intensität etwa gleich der der auf den Molukken vorkommenden Lampyriden.

Weber hatte beim Aufenthalt der Siboga-Expedition auf Banda ebenfalls Gelegenheit, die Fische lebend zu beobachten und hat auch Untersuchungen über die Intensität des Leuchtens angestellt. Um den üblichen aber naturgemäß unsicheren Angaben, in welcher Entfernung beim Licht der Tiere noch die Uhrzeiger erkannt werden können, zu entgehen, versuchte er eine exaktere Bestimmung und verfuhr dabei in folgender Weise. Das Licht wurde beobachtet durch eine Metallröhre, die am Ende bis auf eine schmale Spalte verschlossen war. Vor diese Spalte wurden nun berußte Gläser verschiedener Dichte geschoben, bis das Licht zum Verschwinden gebracht wurde. Später wurde bestimmt, daß diese Gläser die Intensität des weißen Lichtes auf $^1/_{780}$ herabsetzten. Dieser Versuch war sicher sehr dankenswert, sein Resultat ist aber nichts weniger als einwandfrei. Einen Punkt hebt Weber selbst hervor. Die benutzten Gläser erwiesen sich bei der spektroskopischen Untersuchung als undurchlässig für blaues Licht, während die dem roten Ende des Spectrums angehörigen Strahlen wenig geschwächt passierten. Da nun das Licht der Leuchtorgane

einen grünlich-blauen Farbton hat, so ist sicher seine Intensität beträchtlicher als die von Weber angegebene.

Außerdem sind aber auch zwei weit wichtigere Einwände zu machen. Einmal ist der Punkt, an dem die Lichtwahrnehmung verschwindet, nicht wirklich exakt zu bestimmen. Immerhin sind diese Schwellenwerte für die Lichtempfindung ziemlich scharf markiert, wie physiologische Untersuchungen der letzten Jahre ergaben. Vor allem ließe sich diese Schwierigkeit einigermaßen beseitigen, wenn alle zu dem ganzen Versuch gehörigen Beobachtungen von derselben Person gemacht werden, damit die persönliche Gleichung immer dieselbe bleibt. Viel wichtiger ist der zweite Punkt. Es fehlt in den Weberschen Beobachtungen eine Angabe über den Adaptationszustand seines Auges. Nun ist die Adaptationsbreite eine so enorme, daß ohne Fixierung in dieser Beziehung auch nur annäherungsweise eine Wertung der Resultate gar nicht möglich ist. Die Lichtempfindlichkeit des dunkeladaptierten Auges übertrifft die des helladaptierten je nach der Individualität um das 1400 bis 8000 fache! Selbst nach 3 Minuten Aufenthalt im Dunkelzimmer läßt sich die Lichtempfindlichkeit durch weitere Dunkeladaptation noch um mehr als das tausendfache steigern. Es ergibt sich hieraus wohl ohne weiteres, daß die Angaben Webers wenigstens in der Form, wie sie in dem Reisebericht der Siboga-Expedition gemacht werden, für eine einigermaßen exakte Bestimmung der Lichtintensität unbrauchbar sind.

Mir standen bei meinem Aufenthalte auf Banda leider keine Instrumente zur exakten photometrischen Bestimmung zur Verfügung. So mußte ich zu dem alten Verfahren greifen und stellte fest, daß das Leuchtorgan eines *Photoblepharon* nach 5 Minuten Aufenthalt im dunklen Zimmer die Uhr noch in 2 Meter Entfernung deutlich ablesen ließ. Nach meiner Rückkehr nach Leipzig versuchte ich auf dieser Basis einen exakten Wert für die Intensität des Lichtes zu berechnen. Die betreffenden Versuche wurden im physiologischen Institut ausgeführt, Herr Privatdozent Dr. von Brücke unterstützte mich dabei in der freundlichsten Weise, wofür ich ihm großen Dank schuldig bin. Die Versuchsanordnung war sehr einfach. Als Lichtquelle wurde ein mit Pauspapier verklebter Spalt benutzt, der von rückwärts durch eine nach allen andern Richtungen lichtdicht abgeschlossene Osramlampe beleuchtet wurde. Zwischen Lichtquelle und Auge wurde ein keilförmiger Trog eingeschaltet, der mit Methylenblaulösung gefüllt wurde. Durch geeignete Wahl der Konzentration und der Dicke der zu durchleuchtenden Schicht gaben wir dem Licht

einen ähnlich grünen Farbton und schätzungsweise die gleiche Intensität, wie ich sie von meinen Beobachtungen am lebenden Organ in Erinnerung hatte. Ein nach etwa 5 Minuten Dunkeladaptation von mir angestellter Versuch ergab, daß ich an der gleichen wie auf Banda benutzten Uhr jetzt die Zeiger in 1,75 Meter Entfernung zu erkennen vermochte. Daraus ergibt sich, daß die Intensität der gewählten Lichtquelle 0,75 von der des Leuchtorgans betrug. Dieses Licht wurde nun verglichen mit dem einer Paraffinkerze, deren Intensität zu $^4/_5$ einer Normal-Meter-Kerze bestimmt wurde. Es ergab sich der Wert von 0,0018 M.K. Daraus folgt für das Leuchtorgan, dessen Intensität wie oben festgestellt $^4/_3$ von der der benutzten Lichtquelle betrug, ein Wert von 0,0024 M.K.

Um nun aber auch die Weberschen Angaben heranzuziehen, verfuhren wir folgendermaßen. Zwischen Lichtquelle und Auge wurde ein Episkotister eingeschaltet (d. h. eine kreisrunde Pappscheibe, in der Sektorenausschnitte zum Durchlassen des Lichtes angebracht wurden). Wir wählten einen Ausschnitt von etwas weniger als $^1/_2$ Grad. Dadurch muß nach einfachen Überlegungen die Intensität der Lichtquelle auf weniger als $^1/_{720}$, also näherungsweise auf $^1/_{780}$ reduziert werden. Durch Regulierung des Troges mit der Methylenblaulösung wurde eine Konzentration gefunden, bei der das Licht der Lichtquelle durch den rotierenden Episkotister gerade zum Verschwinden gebracht wurde. (Es zeigte sich dabei übrigens, daß Herrn Dr. von Brückes und meine Augen sich in der Wahrnehmung des Lichtes durchaus nicht gleich verhielten.) Die Intensität der so erhaltenen Lichtquelle wurde dann in der oben angegebenen Weise photometrisch bestimmt. Bei einem Versuche, der nach kürzerer (etwa 4 Min.) Dunkeladaptation angestellt wurde, ergab sich ein Wert von 0,00012 M.K., also $^1/_{20}$ des oben nach meiner Beobachtung gefundenen Wertes. Bei längerer Adaptation gingen die Werte so weit herunter, daß sie sich in der von uns benutzten Weise photometrisch überhaupt nicht mehr bestimmen ließen. Für die Tatsache, daß der höchste von uns erhaltene Wert $^1/_{20}$ des auf dem andern Wege gefundenen betrug, ist vielleicht der Umstand verantwortlich zu machen, daß, wie oben gesagt, die von Weber benutzten Gläser das blaue Licht so stark absorbierten, also das Licht der Leuchtorgane relativ zu stark schwächten.

Dieser geringe Wert der Lichtintensität wirkt etwas überraschend. Dabei ist er aber im Verhältnis zu den sonst beobachteten Intensitäten noch immer sehr hoch. Die Intensität beispielsweise einer Kolonie von Leuchtbakterien betrug auf den Quadratmillimeter 0,00000000785

Hefner-Kerzen. Etwas übertroffen werden meine Zahlen von dem Wert, den Dubois schätzungsweise für das Brustorgan des leuchtenden Käfers *Pyrophorus* angibt, nämlich $^1/_{150}$ M.K. Der physiologische Effekt ist im Verhältnis zu diesen Werten sehr stark. In den biologischen Bemerkungen habe ich auf den mächtigen Eindruck hingewiesen, den das Leuchten auf mich machte, als ich es zum ersten Male im freien Wasser sah. Ein guter Teil der Wirkung ist auf die extreme Dunkeladaptation zu schieben, in der sich das Auge während einer mondlosen Tropennacht befindet. Bei *Anomalops*, dessen Licht an sich schwächer ist, als das von *Photoblepharon*, wird die Wirkung noch bedeutend erhöht durch den intermittierenden Charakter des Leuchtens. Einen Sinn für diese Angewohnheit zu finden ist schwer. Der einzig passende Vergleich scheint mir der mit dem intermittierenden Leuchten der Lampyriden zu sein. Dort könnte man vielleicht versucht sein, in der rhythmischen Veränderung der Lichtstärke gar keine speziellen Zwecken angepaßte Einrichtung zu sehen, sondern etwa eine reine Folgeerscheinung der Atmung oder der Flugbewegung. Hier kann davon natürlich nicht die Rede sein; vielleicht führt gerade dieser Vergleich dazu, für beide Einrichtungen den Zweck in einer Irreführung von Verfolgern zu suchen. Damit würde die unregelmäßige, zickzackartige Fortbewegung gut übereinstimmen, die wir beim Flug der Lampyriden wie beim Schwimmen von *Anomalops* finden. Die Art des Lichtes ist ja bei beiden Tierformen ziemlich ähnlich, sie hat Vorderman schon dazu geführt, beide in Vergleich zu stellen. Eine Bestimmung der Intensität des Lampyridenlichtes nach der hier befolgten Methode wäre als Vergleichswert interessant.

Bei allen meinen Versuchen mit den beiden Fischformen habe ich nie bemerkt, daß von den Organen leuchtendes Secret ins Wasser entleert worden wäre. Dagegen gibt Vorderman an, daß bei dem Herauspräparieren der Leuchtorgane aus dem lebenden Tier seine Fingerspitzen für einige Augenblicke leuchtend geblieben seien. Diese Befunde sind von großem Interesse im Hinblick auf den Bau der in Rede stehenden Organe, die zu den offenen gehören.

Im ganzen genommen läßt sich vom unteren Organ sagen:

1. Sie leuchten konstant.

2. Ihre Helligkeit ist vom Willen des Tieres unabhängig. Sollen sie verdunkelt werden, so geschieht dies durch Abblenden.

3. Gegen chemische und mechanische Reize sind sie weitgehend unempfindlich — nie war dadurch eine Steigerung der Intensität herbeizuführen.

4. Der Leuchtvorgang spielt sich innerhalb des Drüsenkörpers ab. Im unversehrten Zustande wird kein leuchtendes Secret ins Wasser entleert. Das Secret vermag jedoch auch außerhalb des Organs zu leuchten.

5. Die Intensität des Lichtes beträgt nach allerdings sehr primitivem Meßverfahren 0,0024 M.K.

Bei dem Versuche, die hier gewonnenen Resultate mit den bisher bekannten zu vergleichen und daraus allgemeine Schlüsse zu ziehen, ist nicht zu erwarten, daß sich für die Theorie des Leuchtvorganges neue Gesichtspunkte ergeben. Bei einem so anziehenden und zugleich der physiologischen Beobachtung so schwer zugänglichem Gebiet hat es nicht an den mannigfaltigsten Hypothesen und theoretischen Deduktionen gefehlt. Das Resultat dieser Arbeit kann nur sein, die eine oder andre der vorgebrachten Anschauungen zu stützen.

Bei dem Vergleich mit den bisherigen Beobachtungen fällt vor allem die fundamentale Differenz in der Art des Leuchtens auf. Hier Konstanz eines starken Lichtes, dort in den meisten Fällen spontan überhaupt kein Leuchten. Diese Differenz scheint mir geeignet, die Gründe, mit denen ich eine Sonderung der bekannten Leuchtorgane nach ihrem Bau in zwei große Gruppen zu rechtfertigen suchte, auch vom physiologischen Standpunkte, zu unterstützen. Die Organe von *Maurolicus* und *Porichthys* gehören ausgesprochen der zweiten Gruppe an, die meines Erachtens nicht von einer Drüse abzuleiten ist. *Spinax*, bei dem ein spontanes Leuchten angegeben wird, steht in bezug auf den Bau seiner Leuchtorgane auf einer ganz primitiven Stufe, da sie noch rein epidermoidalen Charakter haben.

Von diesem Gesichtspunkte ausgehend ist man vielleicht berechtigt, für alle in diese Gruppe gehörigen Leuchtorgane ein konstantes Licht anzunehmen. Es würde sich da einmal um die Tentakelorgane der Ceratiiden und Onchocephaliden handeln. Hier ist nur die schon mehrfach gemachte Einschränkung zu wiederholen, daß für die eigenartigen ganz abweichend gebauten Organe der Onchocephaliden eine Leuchtfunktion durchaus noch nicht erwiesen ist. Sicher gehören dagegen hierhin die zweite Gruppe Brauers und speziell sein dritter Typus, die suborbitalen Organe der Stomiatiden. Auf ihre Funktion lassen die Befunde an unsern Fischen die sichersten Rückschlüsse zu, da, wie oben ausgeführt, der Bau der beiden Organtypen eine weitgehende Konvergenz zeigt. Dies gilt speziell auch von dem Abblendungsmechanismus. Als solchen hatte Brauer einen Muskel gedeutet, der am ventralen Rande des Leuchtkörpers ansetzt. Meine Befunde

bestätigen in schönster Weise diese Auffassung. Wie mir Geheimrat Chun mitteilte, ist auf der Valdivia-Expedition auch tatsächlich an einem *Echiostoma* diese Abblendung im Leben beobachtet worden.

Daß die Organe der ersten Gruppe sich in der Art ihres Leuchtens von denen der zweiten unterscheiden, wird verständlich, wenn man den ganz verschiedenen Gebrauch bedenkt, den ihre Träger von ihnen machen. Die Organe der ersten Gruppe stehen fast alle in direkter Beziehung zum Nahrungserwerb. Entweder sie sitzen auf Barbeln oder Tentakeln, und wirken dann als Lockmittel oder Laternen, oder sie liegen in der nächsten Umgebung des Auges und dienen dann offenbar als Scheinwerfer. Schöner und klarer ist dieses Prinzip bei keinem Fisch durchgeführt als bei unsern Untersuchungsobjekten. Die Organe liegen hier unmittelbar unter dem Auge, so nahe, daß bei aufgeklapptem Organ ihr oberer Rand bis an den unteren Pupillenrand hinaufreicht. Der aus ihnen ausstrahlende Lichtkegel fällt genau in die Blickrichtung des Auges, beleuchtet also gerade das Gesichtsfeld des Tieres. Das Auge selbst liegt völlig im Schatten, gedeckt durch das auf der Rückseite des Organs reichlich entwickelte Pigment. Die ganze Gestaltung des Organs ist seiner Aufgabe als Scheinwerfer aufs deutlichste angepaßt. Vielleicht steht auch die merkwürdig regelmäßige Anordnung der einzelnen Drüsenschläuche damit in Zusammenhang, in dem Sinne, daß durch sie ein möglichst ungehindertes Ausstrahlen des Lichtes senkrecht zur Oberfläche des Reflektors ermöglicht wird.

Der Zweck der zweiten Organgruppe muß entschieden ein ganz andrer sein. Dafür spricht die große Zahl von kleinen Einzelorganen und ihre Anordnung in Reihen an den Seiten des Körpers, so daß das von ihnen ausstrahlende Licht keine Beziehung zu dem Gesichtsfelde des Tieres haben kann. Zu den älteren Deutungen ist letzthin durch Brauer eine sehr ansprechende getreten, wonach es sich hier um Zeichnungen handeln soll, die vom schwarzen Grunde der Körperwand sich wirkungsvoll abhebend, in gleicher Weise wie die Pigmentfarben der Oberflächenformen zur Erkennung der Arten bzw. der Geschlechter dienen sollen. So sympathisch diese Auffassung ist, so möchte ich doch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß die Art des Leuchtens eigentlich für diesen Zweck nicht recht geeignet scheint. Man sollte für diesen Fall eher ein kontinuierliches Leuchten erwarten als ein nur auf Reize hin auftretendes. Dies scheint eher zu den alten Hypothesen zu passen, die an eine Schreckwirkung des plötzlichen Aufblitzens der zahlreichen seitlichen Organe denken. Die bisher ausgeführten Reizversuche haben aber noch zu keiner klaren Vorstellung über die Art

des Leuchtens dieser Gruppe geführt; vielleicht haben wir auch den adäquaten Reiz noch nicht gefunden, so daß das Licht unter normalen Lebensbedingungen vielleicht periodisch schwankend, aber nicht blitzartig ist.

Mit dem viel stärker entwickelten Leuchtvermögen der Organe der ersten Gruppe stimmt gut überein, daß sie im allgemeinen viel reicher mit Blutgefäßen versehen sind. Brauer, der wohl den besten Überblick über die verschiedenen Leuchtorgantypen besitzt, hebt dies in seiner kurzen Zusammenfassung ausdrücklich hervor. Wie reich und zweckmäßig eingerichtet die Blutversorgung bei unsern so außergewöhnlich großen Organen ist, habe ich mich im morphologischen Teil nachzuweisen bemüht.

Auch die Nervenversorgung ist nach Brauers Angaben stets reichlich. Unsre Organe nehmen hier wieder eine bevorzugte Stellung ein, insofern als nicht wie sonst allseitig schwächere Zweige den Leuchtkörper versorgen, sondern ein einziger mächtiger, präparatorisch gut verfolgbarer Nerv diesem Zwecke dient. Bedingt wird dies durch die eigenartige Befestigung der Organe, die den Nerven nur an einer Stelle den Eintritt gestattet. Auffallend und wichtig scheint mir nun, daß trotz dieses starken Nerven die Funktion des Leuchtorgans derart unabhängig vom Centralnervensystem ist, daß es auch nach dem Herausschneiden aus dem Körper noch stundenlang fortzuleuchten vermag. Auch eine Abhängigkeit vom Willen des Tieres ist auf keine Weise zu konstatieren; wozu auch sonst der Abblendungsapparat, wenn eine direkte Unterdrückung des Leuchtens möglich wäre? Solche Befunde mahnen zur Vorsicht bei Schlüssen, die man aus der Stärke der zuführenden Nerven auf die Funktion des zugehörigen Organs ziehen will. Der hier vorhandene starke Nerv ist offenbar ein gewöhnlicher Drüsennerv, was auch mit seiner Zugehörigkeit zum Trigeminuskomplex gut stimmt. Er wird als solcher wohl in der Lage sein, reflektorisch die Secretion zu verstärken, vielleicht läßt sich das später einmal mit geeigneteren Hilfsmitteln auch durch eine Zunahme der Lichtintensität nachweisen. Einstweilen ist das bei meinen Experimenten nicht gelungen. Bei unsern geringen Kenntnissen über den eigentlichen Sitz des Leuchtens und die Bedingungen, unter denen es eintritt, läßt sich ja noch nicht einmal sagen, ob eine Vermehrung der Secretion schon eine Verstärkung des Leuchtens bedingen muß.

Über den Sitz des Leuchtens ist gerade in allerletzter Zeit lebhaft gestritten worden. Es bestehen drei Möglichkeiten: Entweder kann es extraglandulär, oder zweitens intraglandulär aber extracellulär

oder endlich intracellulär entstehen. Diese letzte Möglichkeit hat man lange nicht zugeben wollen; gerade in den letzten Monaten wurde darüber bei den einzelligen Drüsen der Ophiuren eine lebhafte Diskussion geführt (Sterzinger, Reichensperger, Mangold, Trojan). Sie ist wohl durch die ausführlichen Untersuchungen von Reichensperger endgültig zugunsten des intracellulären Leuchtens entschieden. Dabei ist die interessante Tatsache zu erwähnen, daß die einzelligen Drüsen mit einem feinen Kanal die Cuticula durchbohren. Es wird aber niemals leuchtendes Secret ausgestoßen, sondern nur vielleicht verbrauchtes Material entfernt. Meines Erachtens leuchten bei Fischen alle Organe der zweiten Gruppe intracellulär, da sie aus einzelnen Zellen ohne gemeinsamen Secretraum aufgebaut sind. Ich kann mich der Meinung Mangolds nicht anschließen, der hauptsächlich aus physiologischen Gründen ein intracelluläres Leuchten für unwahrscheinlich hält und in seinen Präparaten Drüsenlumina zu sehen glaubt.

Ganz anders bei der ersten Gruppe. Hier haben wir offene und geschlossene Organe nebeneinander. Daß der phylogenetische Entwicklungsgang so zu denken ist, daß aus offenen Drüsen durch Reduktion des Ausführungsganges geschlossene entstanden, habe ich im morphologischen Teil ausgeführt. Hierbei muß sich nun auch eine Umwandlung des Leuchtvorgangs vollzogen haben. Das erste Stadium war jedenfalls, daß das Leuchtsecret ins Wasser entleert wurde und erst dort aufleuchtete. Etwas derartiges ist bei Fischen nicht beobachtet, wir kennen aber ein Beispiel, das weitgehende Analogie bietet, von dem Cephalopoden *Heteroteuthis*. Wir haben dort ein Organ, das aus Drüsenkörper mit Ausführgang, Reflektor und Pigmentmantel besteht. Wie ich selbst in Neapel beobachten konnte, wird auf Reiz ein fädiges leuchtendes Secret entleert, das zunächst durch den Wiederschein am Reflektor das Organ zum Aufleuchten bringt, aber auch selbständig frei im Wasser weiter leuchtet. In ähnlicher Weise funktionieren vielleicht die Tentakelorgane der Ceratiiden, die im Bau eine große Verwandtschaft mit dem Organ von *Heteroteuthis* zeigen, aber im Leben noch nicht beobachtet sind.

Die nächste physiologische Stufe muß nun die sein, bei der in einem offenen Organ das Leuchten innerhalb des Drüsenkörpers zustande kommt. Beobachtungen darüber fehlten bisher, sie werden nun durch die hier besprochenen Tatsachen geliefert, die damit eine theoretische Ableitung auf das klarste bestätigen. Wie und wo das Leuchten innerhalb des Organs entsteht, läßt sich allerdings nicht mit Bestimmtheit sagen. Es könnte einmal eintreten bei der Bildung des

Secrets aus dem lebenden Plasma oder bei der Berührung des Secretes mit dem Seewasser, das durch die Poren ins Innere des Organs eindringt. Beobachten wird sich das bei dieser Art Organe wohl kaum lassen, wegen der Konstanz des Leuchtens, die das Erkennen einzelner aufblitzender Punkte wohl schwer machen wird. Die Bedeutung dieser Frage wird dadurch geringer, daß beim Übergang zu geschlossenen Organen an irgend einer Stelle einmal der Moment auftreten muß, wo die Berührung mit Seewasser fortfällt.

Geschlossene Organe der ersten Gruppe sind im Leben noch nicht näher beobachtet worden, nach der weitgehenden Übereinstimmung, die sie aber im Bau mit unseren Organen zeigen, vor allem auch durch die gleiche Abblendungsvorrichtung, ist es wohl sehr wahrscheinlich, daß sie dasselbe konstante Licht zeigen werden.

Will man im ganzen Kreise der bekannten leuchtenden Organismen nach Vergleichsobjekten suchen, so ist wieder ausschlaggebend, daß in unserm Falle das Leuchten konstant ist. Etwas derartiges war bisher aus dem Tierreich überhaupt noch nicht bekannt. Alle sonst bekannten Formen leuchten entweder nur auf Reize (z. B. die das Meerleuchten verursachenden Organismen) oder blitzen spontan auf (z. B. Arthropoden). Bei den rhythmisch aufleuchtenden Lampyriden bleibt allerdings ein schwaches Licht auch in den Zwischenpausen konstant, durch experimentelle Eingriffe läßt sich bei ihnen ein relativ lange dauerndes allmählich verlöschendes, gleichmäßiges Leuchten erzielen. Ein wirklich konstantes Leuchten findet sich dagegen durchweg im Pflanzenreiche, bei Pilzen und Bakterien.

Auch von diesem allgemeinen Gesichtspunkte aus verdienen also unsre Leuchtorgane die höchste Beachtung, besonders wenn man dabei berücksichtigt, daß sie vielleicht die größten und am intensivsten leuchtenden aller bisher bekannten Organe sind und dabei Fischen angehören, die in den oberflächlichsten Wasserschichten leben. Es wäre höchst interessant, wenn es gelänge, eine der Tiefseeformen, bei denen aus dem ähnlichen Bau auch auf ähnliche Funktion der Organe zu schließen ist, zu beobachten. Auch unter den Cephalopoden der Tiefsee, die an Mannigfaltigkeit der Organe den Fischen mindestens nicht nachstehen, wird vielleicht einmal ein ähnlicher Typus gefunden werden.

Zusammenfassung.

Nach ihrem morphologischen Charakter lassen sich die bei Fischen bekannten Leuchtorgane in zwei Reihen ordnen.

Die erste besteht aus acinösen Drüsen, sie beginnt mit offenen Formen, die bei weiterer Spezialisierung ihren Ausführungsgang verlieren können und zu kugeligen Säcken umgestaltet werden, die kein Lumen, ja nicht einmal mehr die Zusammensetzung aus Drüsenschläuchen erkennen lassen.

Diese Reihe von Organen liegt fast stets am Kopfe oder auf Körperanhängen, so daß ihr Licht das Gesichtsfeld des Tieres beleuchtet.

Diese Organe sind reicher mit Blut und Nerven versorgt und größer als die der zweiten Reihe.

Die zweite Gruppe enthält als wichtigsten Bestandteil ebenfalls Drüsenzellen, die aber nicht zu einer typischen Drüse zusammengeordnet sind. Sie bilden einen Haufen von Einzelzellen, die kein Lumen zwischen sich enthalten. (Mit Ausnahme der Gonostomiden.)

Sie leiten sich ab von differenzierten Epidermiszellen, die sich zusammenschlossen und in die Cutis verlagert wurden.

Ob der Ausgangspunkt dieser Entwicklung Drüsenzellen waren oder ob die Organe von Sinnesknospen herzuleiten sind, bleibt noch ungewiß.

Die zweite Gruppe enthält kleinere, dafür aber viel zahlreichere Organe, die mit Blut und besonders mit Nerven spärlicher versorgt werden.

Dafür enthalten sie Linsenzellen, ev. auch Gallertgewebe, Differenzierungen, die bei der ersten Gruppe nie auftreten. Die Linsenzellen finden sich schon bei ganz primitiven Organen.

Schon die einfachen epidermoidalen Organe zeigen die charakteristische, verschiedene Orientierung zur Körperoberfläche je nach der Lage am Rumpf, wie sie bei den höchst entwickelten Vertretern ausgebildet ist.

Funktionell unterscheiden sich beide Gruppen ebenfalls deutlich.

Bei der ersten Gruppe entsteht das Leuchten extracellulär, nur bei den abgeleitetsten Organen vielleicht im Inneren der Zellen. Es ist, so weit bisher darüber Beobachtungen vorliegen, konstant und sehr intensiv. Reize irgend welcher Art haben keinen Einfluß darauf. Durch Abblendung kann es wirkungslos gemacht werden.

Die Organe der zweiten Gruppe leuchten nach mehrfachen Beobachtungen spontan gar nicht. Gegen Reize verhalten sie sich sehr träge. Wenn sie aufleuchten, so geschieht dies mit allmählich zunehmender und nach einem Maximum langsam abnehmender Intensität, zwischendurch treten Schwankungen auf.

Die Organe von *Anomalops* und *Photoblepharon* gehören der ersten

Gruppe an und stehen in dieser den suborbitalen Organen der Stomiatiden am nächsten. Sie unterscheiden sich aber in verschiedenen Punkten, vor allem darin, daß sie Komplexe darstellen, die aus einer Anzahl offener Drüsen zusammengesetzt sind.

Sie sind relativ und vielleicht absolut die größten bei Fischen vorkommenden Leuchtorgane, was um so auffallender ist, da ihre Träger nicht der Tiefsee angehören.

Physiologisch sind sie besonders deshalb wichtig, weil sie die einzigen Vertreter der ersten Gruppe sind, die überhaupt ausführlicher beobachtet wurden. Das Leuchten kommt extracellulär, aber intraglandulär zustande und ist konstant. Seine Intensität beträgt näherungsweise 0,0024 M.K.

Ein Leuchten gleichen Charakters ist in der ganzen Tierreihe bisher noch nicht bekannt.

Literaturverzeichnis.

Ein ausführliches Literaturverzeichnis wird bei der Veröffentlichung der umfangreicheren, mit Tafeln ausgestatteten Arbeit in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie erfolgen; hier gebe ich nur die wichtigsten öfter erwähnten Arbeiten:

A. Brauer, Über die Leuchtorgane der Knochenfische. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1904.

M. Gatti, Ricerche sugli organi luminosi dei Pesci. Annali di Agricoltura 1902.

C. W. Greene, Phosphorescent organs in the Toadfish Porichthys notatus Girard. Journ. Morph. Boston. Vol. XV. 1899.

L. Johann, Über eigentümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei Spinax niger. Zeitschr. wiss. Zool. LXVI. 1899.

R. von Lendenfeld, The Radiating Organs of the Deep Sea Fishes. Mem. Mus. Harvard Coll. 1905.

Mangold, Über das Leuchten der Tiefseefische. Arch. für die gesammte Physiologie. 119. 1907.

A. G. Vorderman, Twee lichtgevende Visschen van Banda. Natuurkund. Tijdschr. v. Nederl. Indic. 59. 1900.

M. Weber, Siboga-Expedition. — Introduction et description de l'expédition. Leiden 1902. S. 108—110.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.